N° d'enregistrement
au C.N.R.S.
A. O. 6.489

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en tout la

THÈSE

présentée pour l'obtention

DU GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS VI

par

Refaat Gharibe ABOU-ELELA

Sujet de la Thèse : PROBLÈMES DE L'HIVERNATION LARVAIRE D'UN PYRGOMORPHE SEPTENTRIONAL (Orth. Acr.)

Soutenue le 22 Février 1972

devant la Commission d'examen composée de :

MM. P. P. GRASSÉ *Président*
B. POSSOMPÈS } *Examinateurs*
M. VERDIER }

N° d'enregistrement
au C.N.R.S.
A. O. 6.489

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en tout la

THÈSE

présentée pour l'obtention

DU GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS VI

par

Refaat Gharibe ABOU-ELELA

Sujet de la Thèse : PROBLÈMES DE L'HIVERNATION LARVAIRE D'UN PYRGOMORPHE SEPTENTRIONAL (Orth. Acr.)

Soutenue le 22 Février 1972

devant la Commission d'examen composée de :

MM. P. P. GRASSÉ *Président*
B. POSSOMPÈS } *Examinateurs*
M. VERDIER }

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

TABLE des MATIERES

I INTRODUCTION page 1

II PHENOLOGIE

A CARACTERISTIQUES DE LA LOCALISATION PROVENCALE

1 Thermométrie 3

2 Hygrométrie 9

3 Photopériode 10

4 Pédologie 10

5 Floristique 12

6 Acridiens associés 12

B OBSERVATIONS AUX SALINS d'HYERES

1 Cycle biologique 13

2 Sex-ratio & mortalité larvaire

a Observations sur le terrain I6

b Contrôle au laboratoire 20

C DISCUSSION: Réalisations adaptatives du Pyrgomorphe 27

III CROISSANCE & DEVELOPPEMENT AU LABORATOIRE

CONDITIONS D'ELEVAGE 32

A SOUCHE DE PROVENCE

1 Adulte

a Maturation & comportement sexuel 33

b Longévité & fécondité 34

c Parthénogenèse 35

2 Oothèque et oeufs 35

3 Larves

a Croissance.- aI Oeil 37

a2 Genitalia 40

a3 Ptérothèques 42

a4 Antenne 44

a5 Fémur postérieur 46

b Remarques sur le nombre de stades 52

c Développement cI Aspect général 56

c2 Blocage du stade IV 58

c3 Blocage du stade V 60

B SOUCHE DU DELTA

1 & 2 Adulte, oothèque & oeufs 60

3 Larves 6I

C DISCUSSION: Le(s) stade(s) supplémentaire(s) 65

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547106_0018

IV DIAPAUSE

A "DIAPAUSE ESTIVALE"

1 Manifestation page 69

2 Sortie de diapause 70

B DIAPAUSE HIVERNALE

1 Caractère facultatif 76

2 Manifestation 80

3 Sortie de diapause

a Possibilités de rupture 81

b Diapause & post-diapause 86

C DISCUSSION: Interférence entre diapauses 91

V ENDOCRINOLOGIE DE LA DIAPAUSE HIVERNALE

A MORPHOLOGIE des ORGANES INTERESSES

1 Cerveau 97

2 Corpora cardiaca 101

3 Glandes ventrales 101

B HISTOLOGIE & ETATS du DEVELOPPEMENT

1 Pars intercerebralis.- a Topographie 103

b Stade actif 105

c Stade à diapause 105

2 Corpora cardiaca 106

3 Glandes ventrales.- a Topographie 107

b Stade actif 107

c Stade à diapause 107

C EXPERIMENTATION ENDOCRINE

1 Principe 109

2 TECHNIQUES 110

3 RESULTATS

A Pyrgomorphe comme donneur

a Récepteurs de fin octobre 112

b " fin novembre 112

c " mi-mars 115

B Locusta comme donneur 118

4 INTERPRETATION 122

D DISCUSSION: Situation endocrine pendant la diapause 125

VI CONCLUSION GENERALE I29

BIBLIOGRAPHIE I32

I.- INTRODUCTION

Les Acridiens de la faune française hivernent essentiellement sous forme d'embryons. Quelques exceptions ont été signalées par GRASSE (1924) et l'étude de ces cas n'a guère été poussée. Encore faudrait-il distinguer entre les espèces dont des larves ou adultes sont rencontrés l'hiver à titre d' "accident" n'ayant pas de signification dans le cycle d'une espèce et les espèces dont l'hibernation épigée est la norme.

Anacridium, Acrotylus insubricus, Ailopus strepens et Tetrix subulata hivernent normalement comme adultes : la liste de Grassé n'est pas allongée; Locusta est à la limite, l'hibernation semblant assurée quantitativement plus par les oeufs.

Seul Pyrgomorpha conica, dans cette limite géographique, hiverne systématiquement comme larve. Il faut passer aux Tetrigidae : T. subulata et vittata (? !) pour trouver un équivalent, d'ailleurs moins clair, ou étendre le domaine vers le Sud : Pamphagus du Maghreb, ou incorporer le cas très particulier de Tridactylus variegatus. Les Tettigonidoidea sont encore moins capables d'hiverner sous forme active (ayant au contraire des développements embryonnaires volontiers étendus sur deux années ou plus; par contre, une proportion importante de Grylloidea (G. campestris, Gryllulus desertus et burdigalensis, Nemobius sylvestris) et Gryllotalpa ont adapté leur développement en ce sens.

L'intérêt du Pyrgomorphe est encore augmenté si l'on considère qu'il existe au Nord de la Caspienne, persistant comme larve sous des froids autrement intenses que ceux de Provence. Enfin, la seule espèce rencontrée en Europe franchit de beaucoup les limites représentées par le reste de la famille. Cette double particularité est à l'origine du sujet abordé ici.

On a tenté, dans un temps trop court, de passer de l'écologie à la physiologie; l'étape intermédiaire est un contrôle de la compétence du matériel à diverses saisons en fonction de deux paramètres climatiques : température et photopériode, eux-mêmes limités dans leur extension. Aussi bien les questions résolues sont-elles moins nombreuses que celles soulevées et ce travail demande t-il à être poursuivi.

Avant d'aborder l'exposé de ces recherches, je tiens à exprimer ma profonde gratitude à tous ceux qui les ont rendues réalisables.

Monsieur le Professeur P. Grassé, Membre de l'Institut, m'a fait l'honneur de présenter des notes préliminaires à l'Académie; qu'il veuille bien accepter ma respectueuse reconnaissance. Il a bien voulu accepter de présider le jury de cette Thèse.

Monsieur le Professeur B. Possompès, qui m'a accueilli pour la première fois en 1967, ne m'a refusé ni son temps ni sa Science; je l'en remercie très vivement.

Monsieur M. Verdier m'a donné la possibilité de mener à bien ce travail. Je tiens à lui dire combien ses conseils, ses encouragements et son enthousiasme communicatif m'ont été précieux et m'ont rendu plus chères encore ces recherches.

Je n'oublie pas tout ce que je dois à Monsieur le Professeur M. Durand, Directeur du Laboratoire, en particulier pour avoir permis les dépenses nécessaires à la poursuite du travail.

Des discussions et échanges d'information ont été possibles avec Monsieur le Professeur M. Hafez, Directeur du Département d'Entomologie de la Faculté des Sciences du Caire, auquel je suis reconnaissant de ses suggestions.

Plusieurs Collègues du Laboratoire m'ont aidé durant des périodes difficiles. Madame Le Coz, Monsieur Darjo, Madame Cantacuzène et Madame Pelmoine ont permis, par leurs interventions, d'exploiter au mieux le matériel dans des délais restreints; je leur sais gré de leur intervention amicale.

Je remercie vivement le C.R.O.U.S. qui a bien voulu accepter de financer des déplacements aux Salins d'Hyères: sans son aide, les observations sur le terrain eussent été très restreintes.

II.- P H E N O L O G I E

A/ CARACTERISTIQUES DE LA LOCALISATION PROVENCALE

1.- Thermométrie

Aucun relevé n'a été fait sur la station des Salins. L'espèce n'étant absolument pas restreinte à la bande sableuse littorale où elle fut collectée, les données de la station d'Hyères seront considérées.

a) Insolation

L'interférence de l'amplitude photopériodique annuelle et de la nébulosité assure à la zone intéressée environ 2300 heures d'insolation annuelle, les mois extrêmes recevant : 350 h./juillet et 110 h./janvier. Les deux premières valeurs, interpolées d'après LANDSBERG et LIPPMANN (1963), sont peut-être légèrement supérieures si l'on tient compte des deux centres d'anomalies négatives de nébulosité dont l'une est précisément centrée sur la région Giens-les-Maures (et la seconde, en France, sur la Rochelle).

b) Extrêmes thermiques

Les relevés régionaux à longue échéance (compilés par HOFFMANN, 1960) donnent les valeurs quotidiennes limites suivantes :

	max.moyen	max.absolu	min.moyen	min.absolu
Nice	34°1	37°1	-5°5	-8°4
Cannes	32°2	35°3	-2°2	-6°4
Marseille	33°5	37°1	-6°1	-11°3
Montpellier	37°1	41°3	-8°8	-16°1

c) Evolution interannuelle et intermensuelle

Pour Hyères, l'évolution au cours des années de prélèvements montre des valeurs (tableau I) qui, même atténuées sous abri, sont éventuellement bien distinctes en fin d'hiver, à courte échéance.

	1968	1969	1970
janvier	8°4	8°6	9°2
février	9°4	6°8	10°2
mars	10°6	10°5	8°8
avril	12°6	13°8	12°3
mai	16°0	15°7	15°2
juin	18°6	17°9	20°3
juillet	21°7	21°6	21°6
août	21°1	22°5	22°2
septembre	18°7	19°3	20°2
octobre	16°9	17°1	16°2
novembre	12°3	11°9	12°8
décembre	9°3	7°2	8°2

Tableau I.- Moyennes thermiques mensuelles pour 3 années, relevées sous abri.

d) Evolutions interquotidienne et nycthémérale

La fluctuation entre jours consécutifs, pour l'année de captures extensives, et la course thermique (à travers 5 moments de la journée) sont données dans les tableaux 2-5, pour quatre périodes fondamentales de l'année : préparation et suite des solstices et équinoxes. On notera que :

- en janvier, l'amplitude est de l'ordre de 10° et le maximum est compatible avec une activité alimentaire;
- à la suite de l'équinoxe de printemps, l'amplitude est à peine moindre et l'augmentation de 4 h. d'insolation assure, au-delà de midi, au moins quatre heures passant d'environ 13° (22 mars) à environ 19° (15 avril);
- en juillet, l'amplitude (s/abri) reste de l'ordre de 10° et la zone chaude suit de 2-3 semaines l'inversion photopériodique;
- à la suite de l'équinoxe d'automne, l'amplitude est à peine moindre et dix degrés supplémentaires existent, à tout moment, en comparaison de la photopériode symétrique (22.9 / 22.3).

Températures aux Salins d'Hyères 1968-69

date	min.	6 h.	12 h.	max.	18 h.
26 déc.	10	16	13	17	10
27 déc.	3	5	8	8	4
28 déc.	1	8	6	9	3
29 déc.	- 2	1	6	7	0
30 déc.	- 4	- 2	8	8	3
31 déc.	- 1	1	2	4	2
1 janv.	- 2	1	7	8	2
2 janv.	- 2	1	11	12	5
3 janv.	- 1	10	13	14	6
4 janv.	2	3	13	13	4
5 janv.	1	2	12	13	4
6 janv.	- 2	2	11	13	12
7 janv.	10	12	12	12	12
8 janv.	4	9	10	11	9
9 janv.	0	10	12	12	4
10 janv.	2	8	12	13	7
11 janv.	3	4	11	13	9
12 janv.	7	9	11	14	11
13 janv.	8	9	15	15	13
14 janv.	4	12	13	13	10
15 janv.	4	9	12	13	9
16 janv.	3	4	12	12	10
17 janv.	5	7	13	14	5
18 janv.	4	7	11	14	12
19 janv.	8	11	14	14	11
20 janv.	5	5	14	15	7
21 janv.	4	5	14	14	9
22 janv.	3	4	13	13	9
23 janv.	4	6	13	13	8
24 janv.	2	5	13	13	0
25 janv.	3	7	13	14	11
26 janv.	10	10	13	14	11
27 janv.	9	10	13	14	12
28 janv.	5	9	13	14	13
29 janv.	10	13	15	15	12

Température en chambre froide

min.	6 h.	12 h.	max.	18h.
7°	7°	7°	25° moins de 3 h.	7°

Tableau 2.- Températures les plus basses subies par les larves en diapause hivernale : relevées sous abri près de la station et températures en chambre froide.

Températures aux Salins d'Hyères 1969

date	min.	6 h.	12 h.	max.	18 h.
18 mars	10	14	18	19	15
19 mars	10	11	14	14	13
20 mars	7	8	19	21	14
21 mars	7	8	16	16	13
22 mars	9	13	11	13	10
23 mars	9	12	13	14	11
24 mars	7	7	14	14	9
25 mars	3	3	12	14	9
26 mars	4	5	11	12	10
27 mars	3	5	13	13	9
28 mars	4	7	10	12	9
29 mars	4	6	11	11	8
30 mars	3	5	13	13	12
31 mars	4	8	17	17	15
1 avril	10	10	16	16	13
2 avril	7	8	16	17	15
3 avril	5	8	14	15	13
4 avril	10	12	12	13	11
5 avril	10	10	11	12	11
6 avril	7	8	14	14	12
7 avril	12	13	16	16	14
8 avril	8	8	17	17	16
9 avril	10	10	20	20	16
10 avril	6	6	16	16	14
11 avril	6	6	18	18	15
12 avril	11	12	17	18	16
13 avril	12	12	17	18	14
14 avril	8	10	15	16	13
15 avril	8	10	18	20	18
16 avril	14	15	22	25	20
17 avril	13	15	19	19	14
18 avril	8	9	17	17	14
19 avril	5	6	17	17	16
20 avril	5	8	14	15	14
21 avril	7	11	15	15	13

min.	6 h.	12 h.	max.	18 h.
7	7	7	25	7
23°	23°	31°	34°	34°

Tableau 3 .- Températures de reprise de développement posthivernal: relevées sous abri près de la station, et températures de transfert de la chambre froide à la salle d'élevage.

date	min.	6 h.	12 h.	max.	18 h.
26 juin	11	17	21	22	20
27 juin	15	16	22	23	21
28 juin	16	17	14	25	24
29 juin	14	19	25	25	23
30 juin	16	20	25	26	24
1 juil.	17	23	28	28	26
2 juil.	17	21	25	25	24
3 juil.	16	23	38	31	25
4 juil.	17	22	25	26	25
5 juil.	17	22	27	28	25
6 juil.	19	22	26	26	23
7 juil.	17	19	25	26	24
8 juil.	16	21	26	26	26
9 juil.	19	22	27	27	26
10 juil.	19	22	27	28	26
11 juil.	19	23	30	31	29
12 juil.	20	21	30	30	25
13 juil.	16	20	25	26	23
14 juil.	19	21	26	27	24
15 juil.	20	21	25	27	25
16 juil.	19	20	24	26	21
17 juil.	16	18	23	25	22
18 juil.	17	20	26	28	26
19 juil.	16	20	25	26	20
20 juil.	14	18	24	27	23
21 juil.	13	21	15	26	21
22 juil.	14	20	23	25	22
23 juil.	13	16	23	23	21
24 juil.	16	18	25	28	26
25 juil.	17	20	24	25	23
26 juil.	11	18	27	29	21
27 juil.	14	20	25	26	22
28 juil.	16	20	25	26	22
29 juil.	15	20	25	26	23
30 juil.	15	21	24	26	24

Tableau 4.- Températures les plus élevées subies par les larves actives des premiers stades: relevées sous abri près de la station.

date	min.	6 h.	12 h.	max.	18 h.
18 sept.	13	14	22	24	21
19 sept.	13	14	23	24	21
20 sept.	13	15	22	23	21
21 sept.	14	16	24	25	21
22 sept.	18	21	26	26	22
23 sept.	18	19	23	24	21
24 sept.	17	18	23	24	21
25 sept.	14	15	22	23	18
26 sept.	9	10	22	22	18
27 sept.	13	16	21	21	19
28 sept.	13	15	22	23	20
29 sept.	12	13	22	22	18
30 sept.	15	16	22	24	20
1 oct.	15	16	22	25	19
2 oct.	11	11	21	25	17
3 oct.	10	11	20	21	18
4 oct.	12	15	20	22	19
5 oct.	12	13	22	22	19
6 oct.	12	14	22	22	19
7 oct.	13	16	21	22	20
8 oct.	17	20	22	23	21
9 oct.	11	14	22	23	21
10 oct.	13	13	22	22	19
11 oct.	12	13	21	21	18
12 oct.	14	17	21	22	18
13 oct.	13	14	21	21	17
14 oct.	13	14	23	23	19
15 oct.	12	13	21	22	18
16 oct.	15	17	22	23	17
17 oct.	11	13	22	23	18
18 oct.	9	11	19	20	18
19 oct.	14	18	23	23	19
20 oct.	13	14	20	24	17
21 oct.	11	12	19	21	17
22 oct.	8	9	20	20	15

Températures en salle d'élevage

min.	6 h.	12 h.	max.	18 h.
23°	23°	31°	34°	34°

Tableau 5 .- Températures subies par les larves au début du stade V: relevées sous abri près de la station et températures en salle d'élevage.

c) Climat général

Compte-tenu de la pluviométrie et de l'évaporation, le climat général côtier concernant la zone à Pyrgomorphe se ramène au type "mésoméditerranéen atténué" avec un indice xérothermique de 55 (cf. EMBERGER, GAUSSEN & all., 1962). La classification de TROLL et PAFFEN (1963) range cette zone dans le type "méditerranéen a été sec et hiver humide" - à la limite du climat subocéanique. Il est, selon la cartographie de l'Unesco préparée par l'école de Montpellier, limité à la bande côtière de Valence à la Calabre, sans discontinuité et la compilation des captures de Pyrgomorphe -de musées et dans la littérature- montre une présence particulière de l'espèce pour cette bande dans le Sud-Ouest européen.

f) Comparaisons avec d'autres localités

A la suite des notes de PREDTECHENSKII (1930) sur 39 Acridiens de la Basse Volga et du travail de IBRAHIM sur l'espèce près du on appréciera l'extension des climats auxquels P. conica peut être adapté d'après les interpolations du tableau 6.

climat général (Emberger & all.)	irradiation globale Kcal/cm²/an	insolation annuelle heures	insolation juillet heures	insolation janvier heures	max. therm. moyen	min. therm. moyen
(réf. côte Norvège)	(70	1650	150	40)		
Astrakan subdésert froid	115	2200	270	110	35°	-25°
Hyères mésomédit.atténué	120	2300	350	110	36°	- 5°
Le Caire (sub-)désertique	180	3500	380	200	42°	0°
(réf. Ouadi Halfa)	(230	4000	320	260)		

Tableau 6.- Eléments caractéristiques du climat pour 3 localités citées pour l'espèce.

2.- Hygrométrie

Nous n'avons pas accordé d'importance à l'humidité. Les relevés de Hyères montrent des variations intermensuelles et évolutions

nycthémérales assez faibles: par exemple, en % d'humidité atmosphérique à 6, 12 et 18 h.: janvier (1969): 76, 69, 74

mars	:	80, 70, 73
juillet	:	73, 59, 66
septembre	:	89, 71, 81

La station, étroite entre la mer et une saline, est largement ventilée et humidifiée en permanence.

3.- Photopériode

La compilation des tables astronomiques pour 43° N donne les durées d'illumination portées sur la figure 1; on a joint les moyennes thermiques (par cycles de 13 j.) et la comparaison des deux courbes montre le décalage entre le "signal" photopériodique et la réalité thermique.

Notons qu'aux limites d'éclairement de 8 h.57 et 15 h.18 pour la latitude de Hyères correspondent 10 h.09 et 14 h.03 pour le Caire.

4.- Pédologie

La station des Salins d'Hyères correspond à une formation dunaire, arasée par le piétinement, dont l'extension va de son appui sur les Maures à l'est jusqu'aux flèches formant tombolo appuyé sur le massif de Giens au S-W (P VI). Le matériel résulte de l'alluvionnement par le Gapeau et des transports éoliens (matériel fin) de l'est et littoraux (matériel de granulométrie intermédiaire). Un dépôt de galets consolide la formation sur 1-5 m. de large au niveau côtier, pouvant contenir des amas compacts de débris de P sidonia.

Une bande de 5-10 m., seulement, de sansouire limite, à l'intérieur, la station sur l'étang antérieurement exploité comme saline.

La station hébergeant Pyrgomorphe est réduite à 10-15 m.; aucun régime dunaire ne peut se reconstituer mais une seule dune côtière devait exister étant donnée l'exiguité de la place. A l'intérieur de la bande de galets, des gradients locaux de granulométrie rappellent sans doute des processus de "caoudeyrisation" et jouent peut-être un rôle dans le choix des microstations par l'espèce.

la Coulerette
les Pansards
la Londe
le Moulin Vieux
le Galoupet
la Pasquerette
le Pin Vieux
Mauvanne
le Pin Neuf
Chte de la Pascalette
le Bastidon
St Nicolas
Fme du Bas Jardin
Desjrade
Echauffoirs
Salin
Réservoirs
les Salins d'Hyères
PORT PUTHEAU
MOUILLAGE DES SALINS
RADE D'HYERES
Fme du Gapeau
es Cabanes du Gapeau
MOUILLAGE DES VAISSEAUX

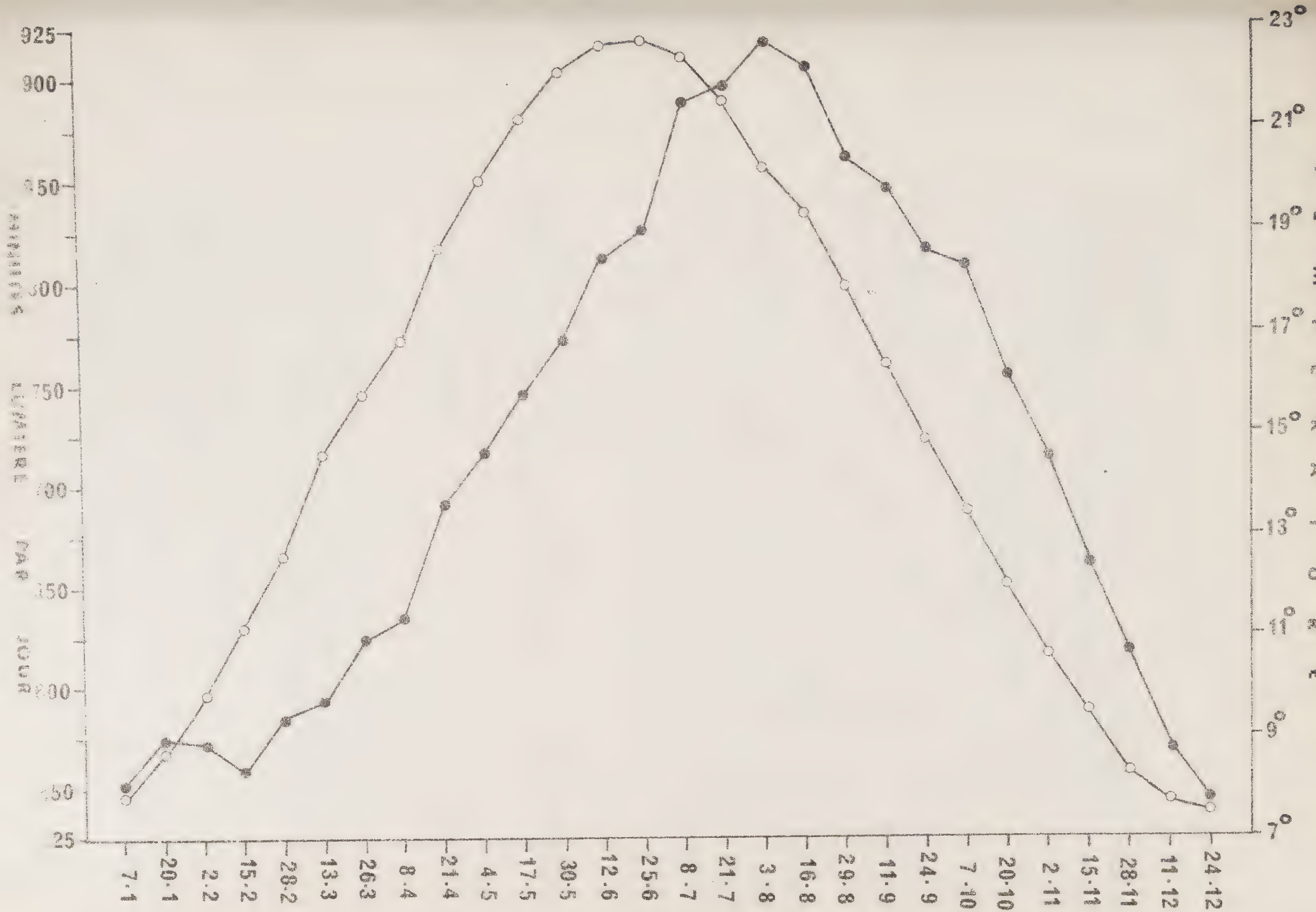


Fig. 1.- Courbes photopériodique (cercles blancs) & thermique (o. noirs) pour Hyères; température: moyenne de 3 années.

5.- Floristique

La végétation est caractéristique de la classe Ammophiletea (Eryngium maritimum, Salsola kali et Convolvulus soldanella résistant mal à la civilisation). La plus grande fréquence des Pyrgomorphes est au contact de l'association Agropyretum mediterraneum intérieure et des formations de la classe Salicornietea bordant la saline.

La consolidation du matériel arasé permet l'installation de Tamarix gallica, deux Cistes, éventuellement quelques Pinus pinea,- et l'infiltration depuis l'étang assure l'implantation de Phragmites, tout ceci traduisant l'instabilité phytosociologique de la station, de même l'absence, peut-être récente, de Pancratium et Imperata.

Les éléments des sables: Sporobolus, Lagurus (moins Ammophila), Rumex tingitanus, Medicago maritima et Euphorbia paralias sont donc en transition avec ceux des eaux saumâtres: dont les caractéristiques de l'alliance (Salicornia herbacea, Suaeda maritima, Statice limonium), et Juncus acutus et maritimus; la transition anormale est amortie par un chemin encore peu fréquenté par les piétons.

6.- Acridiens associés

Paratettix meridionalis et Tetrix depressa sont rares, dans la zone humide limite de la station.

Parmi les Catantopidae:

- Pezotettix giornai, connu comme pouvant hiverner à l'état adulte, est également marginal - très fréquent dans les fonds humides externes.
- Anacridium aegyptium, bien décrit par son hibernation, est exceptionnellement rencontré, comme partout sur le littoral.
- Le complexe des Calliptamus est bien rencontré, polymorphe.

Des Acr. Oedipodinae:

- Oedipoda coerulescens, plus précoce que:
- Sphingonotus coerulans.
- Locusta migratoria, non retrouvé adulte, dans cette période, l'hiver.
- Acrotylus insubricus, hivernant comme adulte, à lent développement larvaire et apte à pondre en mars.

- Aiolopus strepens, au cycle voisin du précédent.

Des Acr. Acridinae:

- Acrida mediterranea dépassant la zone humide dans son vol.
- Paracinema tricolor confiné aux bords de la saline.
- Omocestus ventralis et O. raymondi.
- Euchorthippus pulvinatus.

Bien évidemment, Pyrgomorpha conica est le seul représentant des Pyrgomorphidae.

Parmi les Tettigonidoidea, Decticus albifrons, des Metrioptera et Platycleis sont fréquents et doivent jouer un rôle prédateur (avec les Mantes et Empuses), leur présence comme larves âgées et adultes coïncidant avec celle des jeunes stades de Pyrgomorphe. Homorocoryphus nitidulus reste confiné au contact de l'étang.

Cicindela littoralis, peut-être Mylabris variabilis, des Sphégides, les Araignées Thomisides et Epeirides, doivent intervenir dans le niveau densitaire de notre espèce. De même que pour les Vertébrés prédateurs (dont les lézards rares), leurs relations saisonnières avec les stades larvaires ne peuvent être imaginées.

A défaut d'une vue synécologique sur les dunes provençales, les observations de GRASSE (1929) et RANDON (1932) semblent bien transposables du Languedoc à la localité intéressée.

B/ OBSERVATIONS AUX SALINS D'HYERES

1.- Cycle biologique

L'observation, dans les derniers jours de chaque mois (mars 1968-mars 1971) et plus fréquemment en été, permet de schématiser le cycle annuel par la figure 2. Les éclosions ont lieu entre fin juin et fin juillet; compte-tenu de l'échelonnement des pontes, les stades I, II et III forment des proportions variables de la population entre fin juin et fin août. La succession des stades apparaît ralentie du début août à la mi-septembre: le st.IV persiste anormalement et le stade V n'apparaîtra massivement que fin septembre (Tableau 7, exemple juin 1968-juin 1969); le stade IV, majoritaire dans cette période, est accompagné de stades III en moindre quantité et de quelques

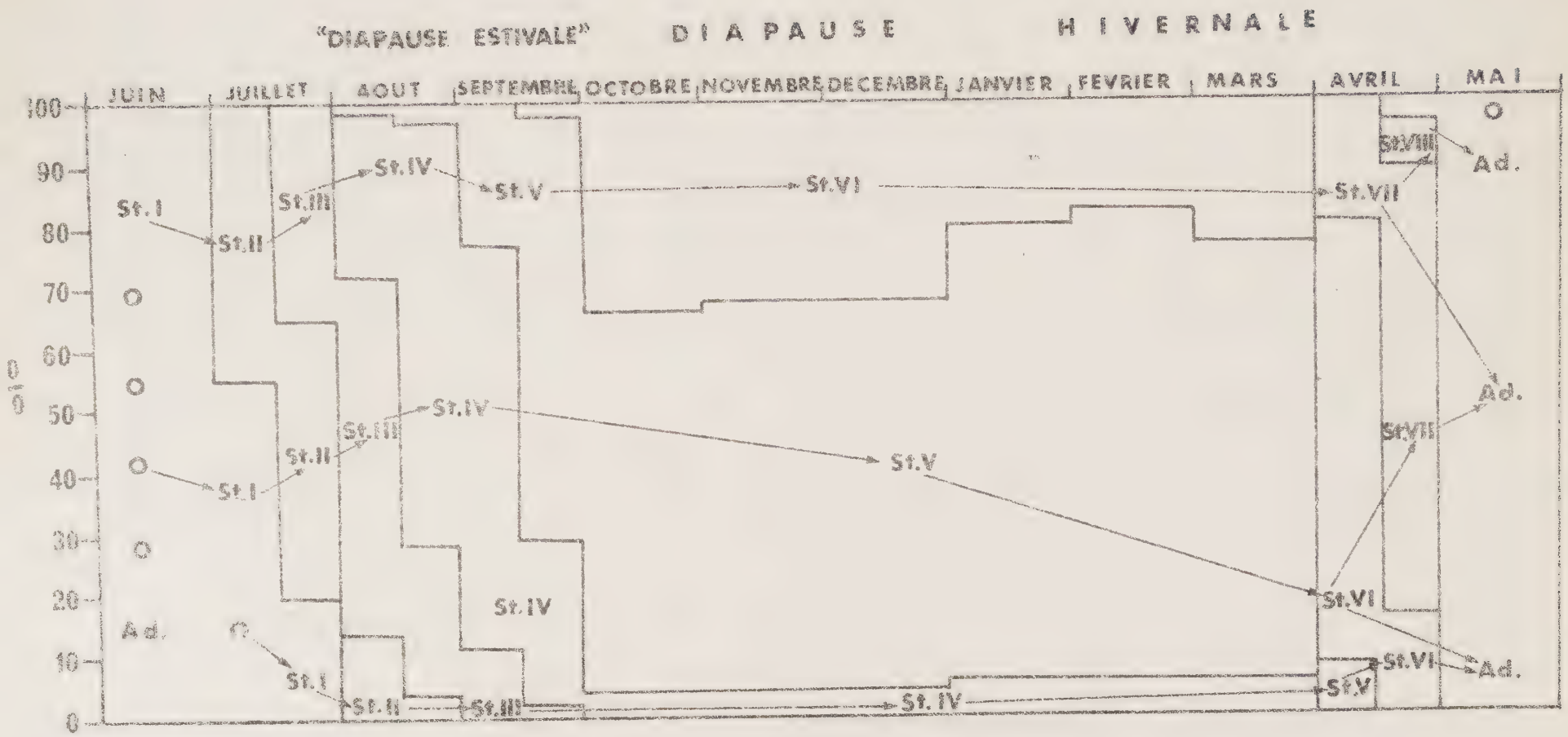


Fig. 2.- Cycle biologique du Pyrgomorphe aux Salins; segments proportionnels aux pourcentages par stades.

	26-30 juin 1968	26-30 juil. 1968	9-13 août 1968	2-6 sept. 1968	26-30 sept. 1968	26-30 oct. 1968	26-30 nov. 1968	26-30 déc. 1968	26-30 janv. 1969	24-28 févr. 1969	26-30 mars 1969	26-30 avril 1969	26-30 mai 1969	26-30 juin 1969
st. I	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+
st. II	0	+	14	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. III	0	+	58	25	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. IV	0	0	26	68	28	4	4	4	6	6	6	0	0	0
st. V	0	0	1	3	68	62	64	66	74	77	71	0	0	0
st. VI	0	0	0	0	2	34	32	30	20	17	23	16	0	0
st. VII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	73	0	0
st. VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0
adultes	100-+	0	0	0	+	+	0	0	0	0	0	4	100	100-+
nombre individus récoltés	70	34	196	236	318	483	386	57	383	301	373	567	369	89

Tableau 7.- Evolution des stades larvaires aux Salins; 13 mois; sexes et types de croissance groupés; données en % de la population.

% de stades V (et II: éclosions tardives ?!). Fin septembre, les 2/3 de l'effectif sont au stade V, traduisant le"déblocage" de la situation précédente; cette proportion n'évoluera plus sensiblement jusqu'en fin mars. Cette seconde interruption de croissance (et de développement) prend fin avant la fin avril où les 3/4 de la population sont passés au stade VII: en moyenne, deux intermues ont eu lieu dans le mois précédent.

Fin mai, aucune larve n'est rencontrée.

L'espèce est univoltine, contrairement à ce qui est signalé en Egypte (IBRAHIM, 1969 a); les larves sont présentes pendant 10 mois sur le terrain, pour accomplir leur développement intégral: juin-fin avril, dont six passés au même stade: fin septembre-fin mars.

Le stade I n'est rencontré que de fin juin à fin juillet; les larves de 3 à 4 mm., passent volontiers inaperçues, mais on peut raisonnablement considérer qu'il ne doit pas y avoir de diapause embryonnaire estivale ni de quiescence par sécheresse. La composition stadiale des populations observées au cours des semaines suivantes tend à le confirmer, compte-tenu d'une variabilité dans les modes de croissance dont il est question ailleurs.

Une exception au schéma précédent résulte de l'observation suivante. Deux femelles adultes ont été rencontrées les 26-30 septembre 1968 sur 318 individus (larves moins repérables) et une les 26-30 octobre 1968 sur 483. Deux autres femelles sont capturées fin septembre et une femelle et un mâle fin octobre 1969.

Ces rares exemplaires peuvent correspondre soit à la persistance d'adultes de mai-juin, soit à une seconde génération anticipée n'ayant pas subi les interruptions normales. Nous rejetons volontiers la première interprétation: non seulement aucun adulte n'est trouvé de juillet au début septembre au cours des 3 années, mais la longévité dans diverses conditions de laboratoire semble incompatible avec celle des adultes en question. Ces animaux, ramenés au laboratoire, n'ont pas pondu, sont morts au bout d'environ 2 semaines et possédaient, disséqués immédiatement, un ovaire "infantile". Nous pensons plutôt que quelques larves peuvent ne pas voir leur développement interrompu en août-septembre et ne pas présenter de diapause. Nous verrons (§ III Ib) que des adultes provenant d'une hibernation insuffisante restent immatures.

2.- Sex-ratio et mortalité larvaire

a) Observation sur le terrain

Si l'on ne tient pas compte des différences dans les modalités de croissance entre les deux sexes, mais si l'intérêt est porté au

nombre absolu d'individus de chaque sexe au cours des captures, il apparaît que le rapport entre ces nombres n'est pas constant. Le tableau 8 donne, pour la suite figurée précédemment (juin 1968-juillet 1969), les pourcentages des stades présents à l'intérieur des deux sexes. Le sex-ratio est illustré de manière plus nette dans la figure 3.

Les récoltes faites ultérieurement, essentiellement dans les derniers jours du mois, donnent des résultats confirmant les faits illustrés pour juin 1968-juin 1969.

La capture de chaque individu, séparément, est faite à la main, par l'auteur, sans l'aide d'appareil, entre 10 et 12 h. et 13 et 17 h. En juin et juillet, peu de spécimens sont attrapés, devant la diminution du nombre d'adultes et la difficulté de repérer les larves venant d'éclore; en décembre, trois expériences n'ont guère été fructueuses, les larves étant peu actives donc peu repérables. Les données, pour ces récoltes, sont donc de moindre valeur que celles des autres périodes pour lesquelles de 196 à 567 individus figurent dans les tableaux. Le sex-ratio, dans la période d'activité sexuelle, est encore incertain d'après les captures, du fait de comportements différentiels pouvant amener l'observateur à attraper un sexe de façon priviligiée. Pour ces raisons, un trait pointillé correspond aux données incertaines, dans la figure 3.

Le sex-ratio semble assez équilibré au premier stade. De l'éclosion au stade IV, c'est-à-dire en juillet-septembre, en incluant le blocage "estival", la proportion des femelles augmente: aux pourcentages figurés dans le tableau 8, on peut ajouter l'information suivante, valable pour 3 années consécutives: fin juillet: 54 % femelles/ fin août: 59 % / fin septembre: 72 %.

D'octobre à décembre, pour un matériel ne se développant plus, maintenu en majorité au stade V, le fort pourcentage des femelles persiste: les valeurs du tableau sont confirmées par la moyenne des 3 années: fin octobre: 71 % femelles.-fin novembre: 69% (fin décembre: 70 %.

De fin décembre à fin mars, soit pendant la seconde moitié de l'hibernation, la proportion des femelles diminue: au document figuré on ajoutera la moyenne: (fin décembre: 70%) / fin janvier: 58% .- fin mars: 55%. La mue de sortie d'hibernation, passant au stade VI (série majoritaire) mène à une population qui, fin avril, possède 47% de femelles.

	26-30 juin 1968		26-30 juil. 1968		9-13 août 1968		2-6 sept. 1968		26-30 sept. 1968		26-30 oct. 1968		26-30 nov. 1968		26-30 déc. 1968		26-30 janv. 1969		24-28 févr. 1969		26-30 mars 1969		26-30 avril 1969		26-30 mai 1969		26-30 juin 1969	
	FM	ML	FM	ML	FM	ML	FM	ML	FM	ML	FM	ML	FM	ML	FM	ML	FM	ML	FM	ML	FM	ML	FM	ML	FM	ML	FM	ML
st. I	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+
st. II	0	0	+	+	9	5	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. III	0	0	+	+	32	26	16	9	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. IV	0	0	0	0	19	8	37	31	17	11	1	1	1	3	2	3	3	3	3	3	2	4	0	0	0	0	0	0
st. V	0	0	0	0	1	0	3	1	52	16	42	20	42	22	42	22	42	32	42	35	38	33	0	0	0	0	0	0
st. VI	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	28	8	26	6	25	6	13	7	11	6	15	8	7	18	0	0	0	0
st. VII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	34	29	0	0	0	0
st. VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
adultes	37	63	0	0	0	0	0	0	+	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	7	37	63	40	60
%% sexes tous stades	37	63	56	44	61	39	58	42	71	29	71	29	69	31	69	31	58	42	56	44	55	45	46	54	37	63	40	60
nombre individus récoltés	70		34		196		236		318		483		386		57		383		301		373		567		369		89	

Tableau 8.- Evolution des stades pour les deux sexes; 13 mois; types de croissance groupés; données en % du sexe.

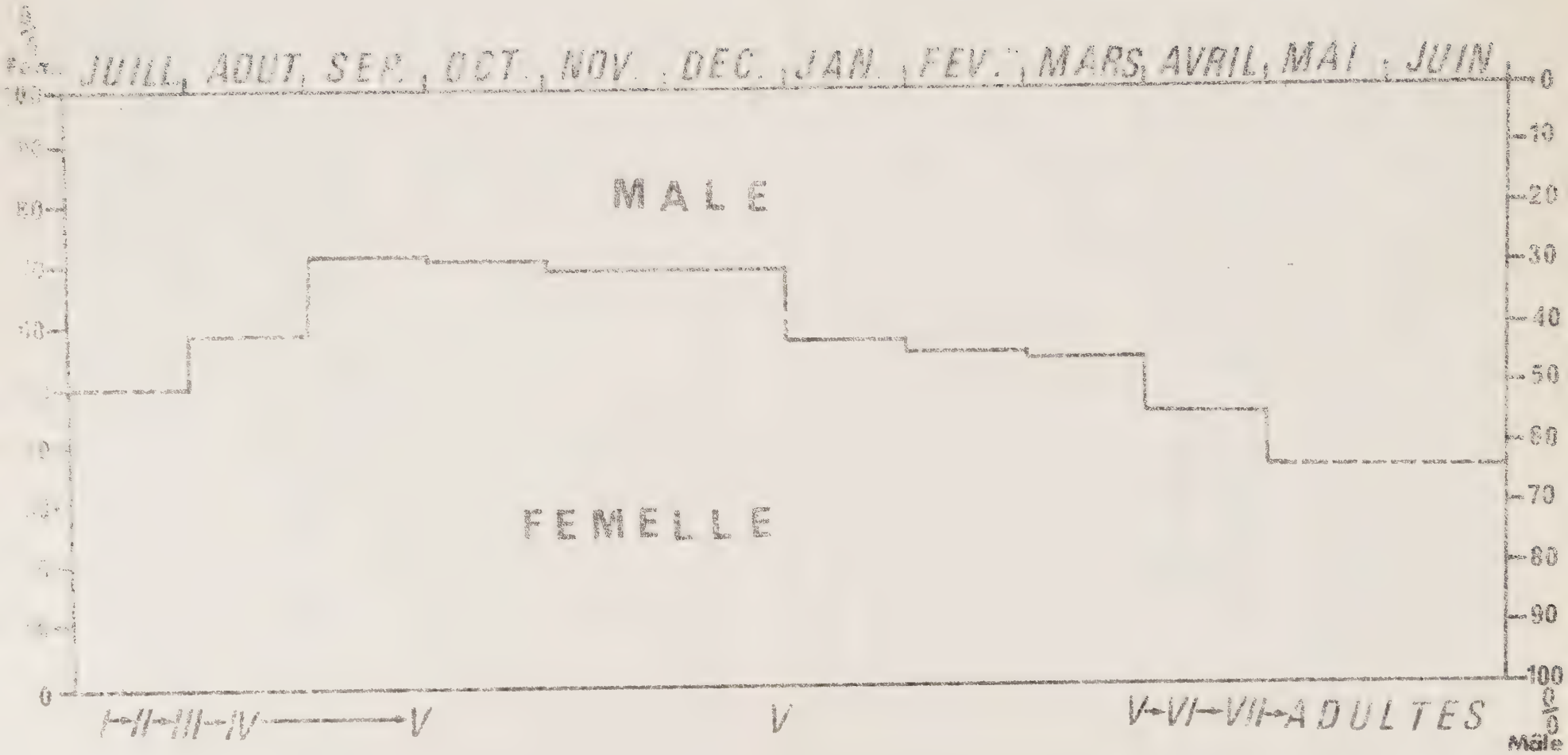


Fig. 3.- Evolution du sex-ratio sur le terrain; moyenne pour 1963-1969.

Cette situation est schématisée par la figure 3. Il semble qu'un échantillonnage plus serré permettrait d'obtenir une courbe sinusoïde avec équivalence quantitative des sexes en début et à la fin du développement larvaire. La séquence des sex-ratio est mise en parallèle avec l'écoulement des mois et les stades de croissance (pour le type à 7 stades).

La période août-septembre est figurée (fig. 4) par des histogrammes reprenant les données du tableau 8 montrant la diminution relative des mâles par leur mortalité aux stades III et IV; l'évolution de la population se fait avec des mues encore possibles, sans apport de formes plus jeunes.

La période hivernale (fig. 5) à partir des mêmes données, s'interprète en sachant que les mues ne sont plus possibles jusqu'en fin mars et que, bien sûr, la population n'est plus alimentée de stades jeunes. On notera, centrée sur janvier-février, la diminution du stade VI femelle: de 26% en novembre à 13 % en janvier et 11 % en février, par contraste avec les autres stades femelles: il s'ensuit l'augmentation, passive, des mâles. Fin mars, quelques larves sont susceptibles de muer, sur le terrain, et augmentent le pourcentage du stade VI femelle.

Ces données sont discutables du fait que l'échantillonnage peut manquer d'objectivité, pour plusieurs raisons, dont un éventuel comportement distinct des sexes et des stades, sous des conditions climatiques variées, et par la complication (plus en juillet-septembre qu'après) amenée par les mues. Si l'on veut bien considérer l'élevage en cage comme représentant un milieu clos dans lequel une quantité connue d'insectes est introduite et retrouvée -sous forme stabilisée, évoluée ou morte- tout bilan qui rappellerait les indications du terrain, serait, alors, moins sujet à caution.

b) Contrôle au laboratoire

Des observations sur l'évolution des larves au laboratoire, nous extrayons les éléments suivants, ayant trait au sex-ratio dans les deux périodes critiques signalées.

- période août-septembre.- Des contrôles de survie portent sur les récoltes des 9-13 août (196 larves) et 2-6 septembre (236 larves) en 1968. En raison des conditions climatiques au cours desquelles la perturbation "estivale" du sex-ratio apparaît, une température

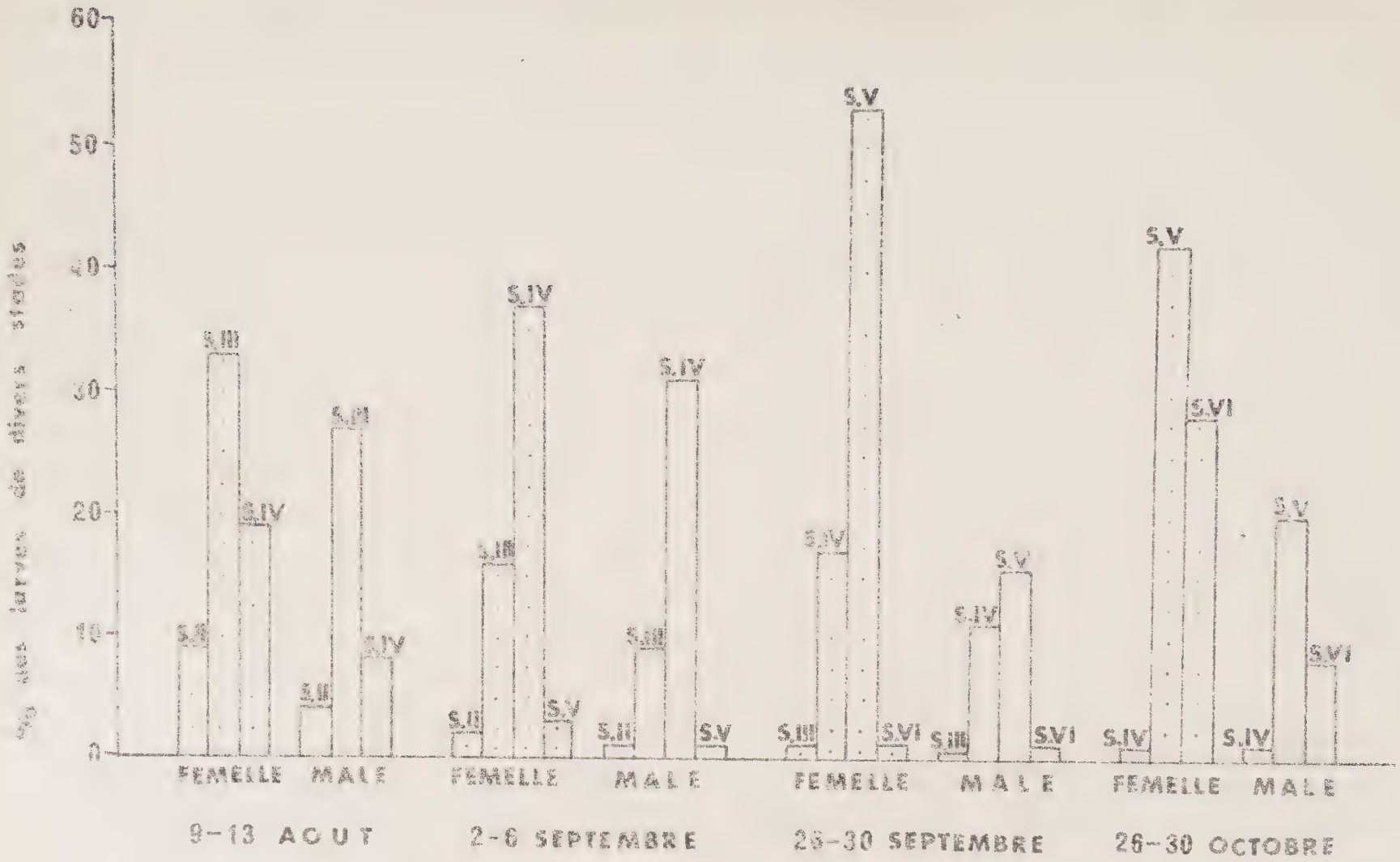


Fig. 4.- Evolution pour les deux sexes: pourcentage des divers stades en août-octobre.

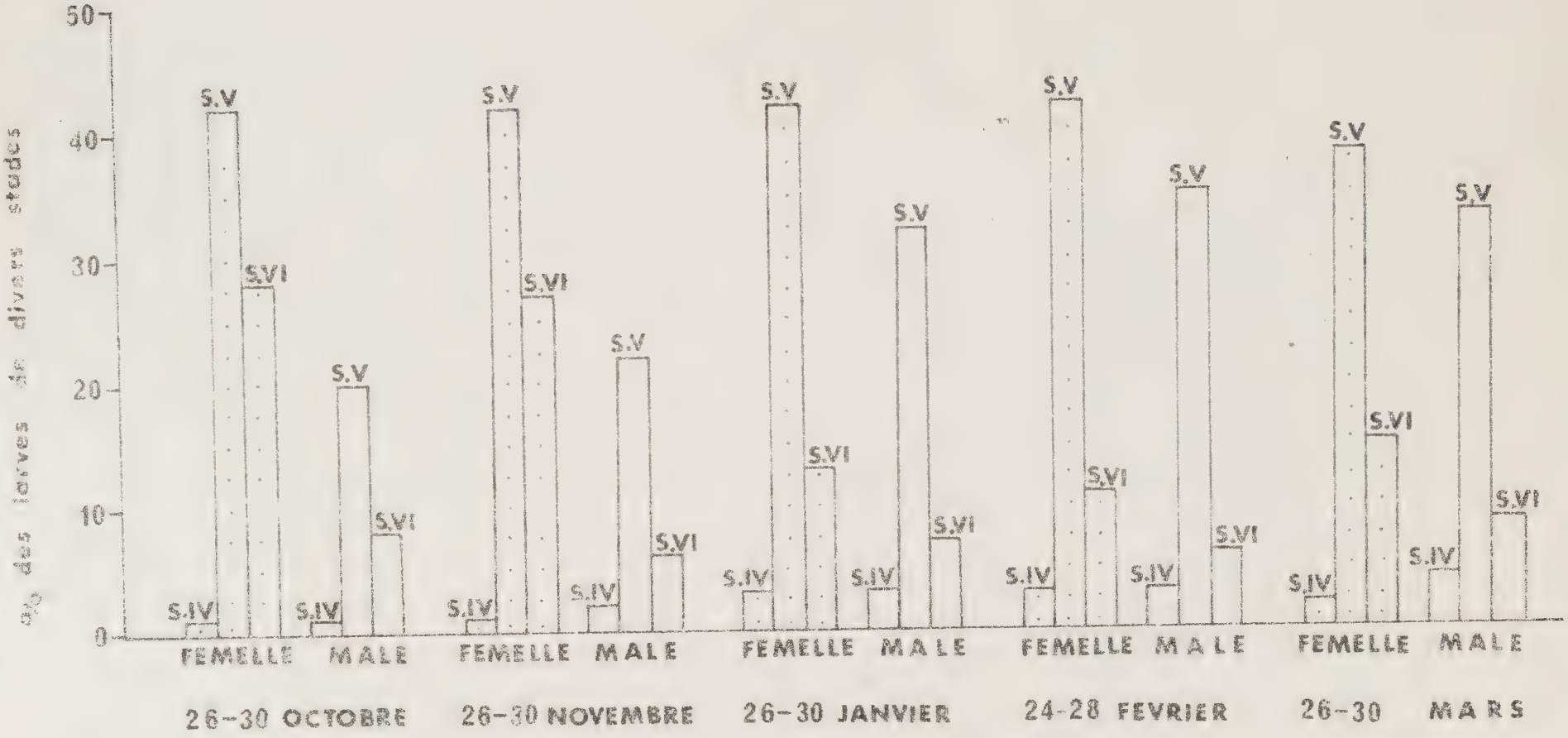


Fig. 5.- Evolution pour les deux sexes: pourcentage des divers stades en octobre-mars.

"forte" (salle d'élevage) est, seule, utilisée, mais des photopériodes inégalement éloignées de celles régnant à cette époque. La figure 6 porte les proportions successives de femelles survivantes dans quatre des populations observées de 10 en 10 jours:

a.- a 1: récolte de début août maintenue à 16 h.,

a 2: récolte de début août passée à 8 h.,

b.- b 1: récolte de début septembre gardée à 16 h.,

b 2: récolte de début septembre passée à 8 h.- L'échelle des temps et celle des % sont identiques à celles utilisées dans les deux courbes de référence, situées en haut de la figure, portant sur les données de la station: 1968 et 1969.

L'évolution de la survie des femelles et des mâles, dans ces contrôles, montre que ceux-ci disparaissent plus rapidement sous 16 h. d'éclairement; à 8 h., les femelles meurent, au contraire, plus rapidement. Le matériel de début août passe de 61 % de femelles (donnée du terrain) à 71- 76- 78- ... % de 10 en 10 jours à 16 h. (à 8 h.: à 56- 47- 43 %). Celui de début septembre passe de 58 % (donnée du terrain) à 60- 71- 75- ... % de femelles à 16 h. (à 8 h.: à 57- 54- 48 %).

Il semblerait que la longueur du jour soit une caractéristique importante de la période au cours de laquelle la mortalité mâle est élevée: la même température pour 8 h. (et 12 h.) entraîne une mortalité plus forte de la femelle.

- Période novembre-mars.- Des contrôles effectués sur l'évolution du sex-ratio pour les populations hivernales, nous extrayons trois combinaisons.

c.- Le passage en hibernation artificielle (chambre froide) de larves récoltées fin novembre (1969) (200 larves), et leur observation tous les 10 jours, montrent une très lente diminution de l'effectif, légèrement accentuée vers la fin des 120 jours retenus, portant préférentiellement sur les femelles. De 69 % au départ (donnée du terrain), elles passent à 68- 66- 62- 56 % de mois en mois. Un tel traitement étant capable d'assurer la reprise du développement -et 8 des larves ayant mué vers le 100ème jour-, la population est, alors, chauffée (salle d'élevage): on constate que, dans les 40 jours suivants, au cours

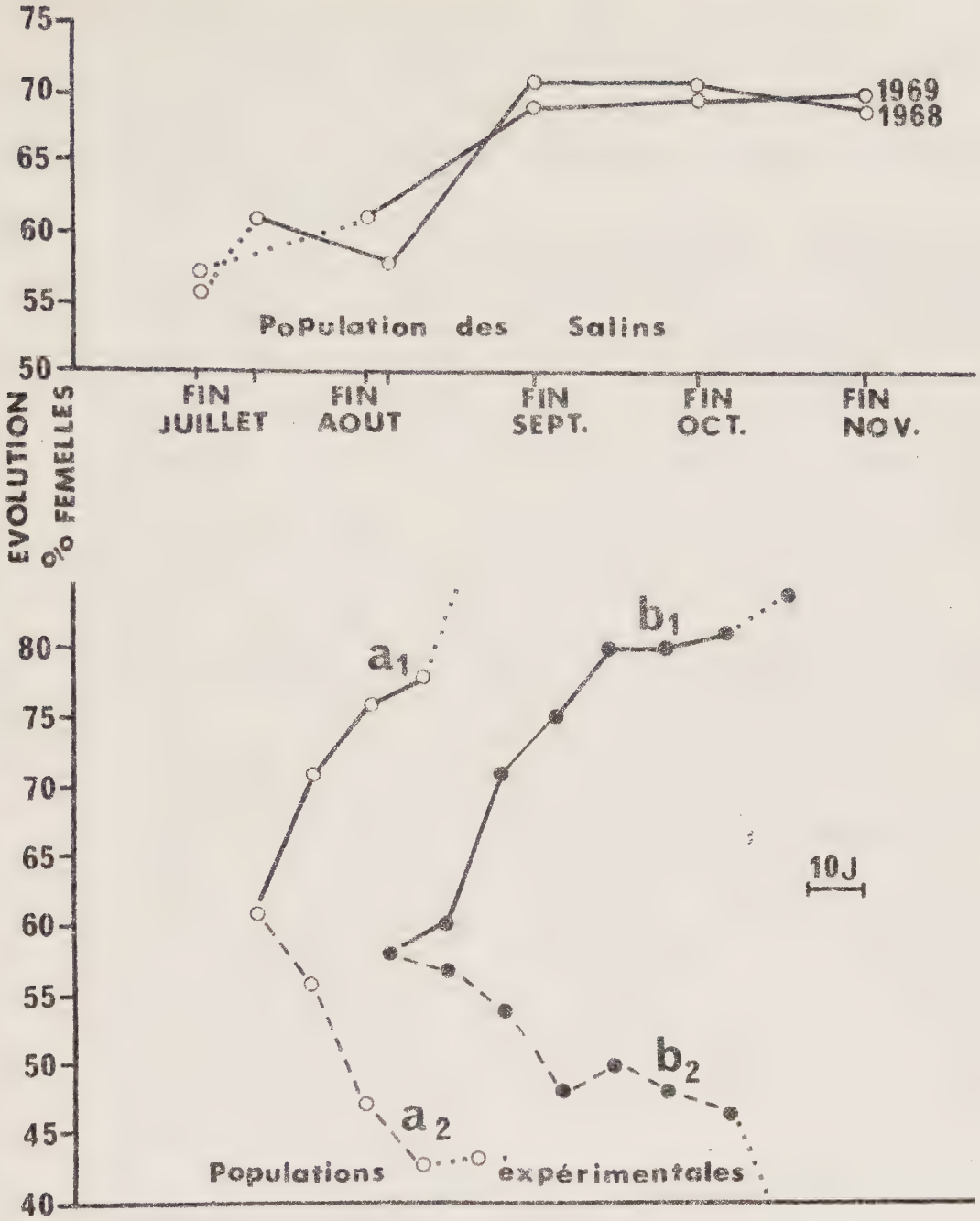


Fig. 6.- Evolution du pourcentage de femelles:

en haut: sur le terrain

en bas: populations soumises à deux photopériodes

a.- récolte de début août/ b.- de début septembre,

I.- photopériode 16 h. / 2.- 8 h.

desquels les mues menant à l'état imaginal ont lieu, le sex-ratio ne varie plus nettement (jours 120-160): figure 7, courbe c; c'est vers le niveau 55 % femelles/45 % mâles que la moitié de l'effectif franchit la mue imaginale, après quoi la proportion des femelles baisse à nouveau.

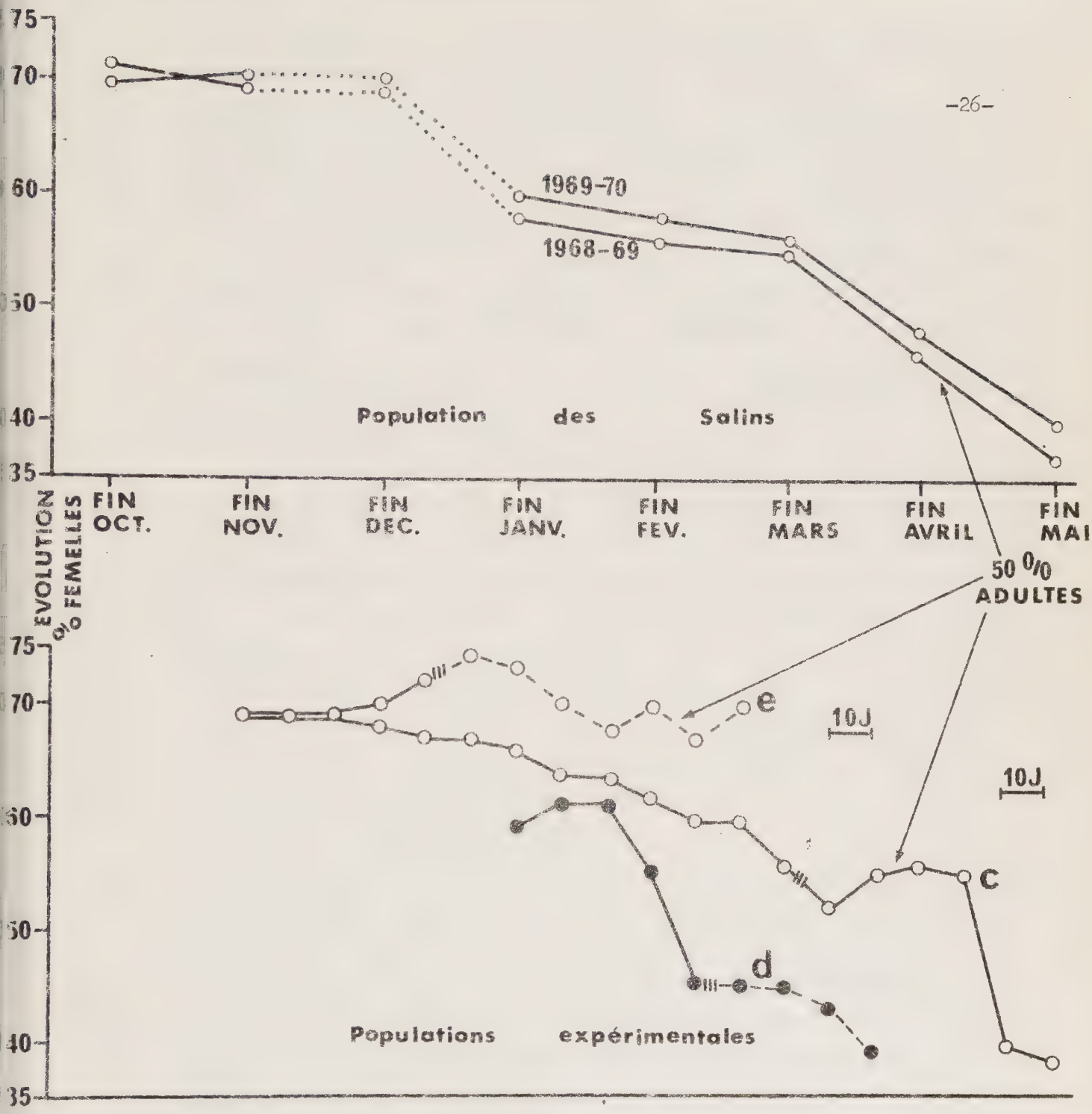
d.- Des larves récoltées en janvier (1969) (170 larves), également traitées à la chambre froide -mais durant 40 jours, pour tenir compte de leur position dans le cycle annuel, montrent aussi une diminution du pourcentage des femelles, vers la fin de ce traitement (fig. 7, courbe d): de 60 % dans les 20 premiers jours à 45 %. Le chauffage de ces larves semble, ici encore, stabiliser l'évolution autour de la période des dernières mues (la moitié de la population est adulte 30 j. après ce transfert). Nous n'avons pas d'indication nette que la photopériode ait, ici, un rôle.

Le matériel d'origine (janvier) directement soumis au chauffage (160 larves) ne montre pas la diminution correspondante des femelles: 65 % de celles-ci composent encore la population après 40 jours.

e.- Par contre, si l'hibernation artificielle est d'une durée insuffisante, une mortalité différentielle des femelles ne se manifeste pas. Ainsi, des larves (160) récoltées fin novembre (1968) et conservées seulement 40 j. à la chambre froide n'évoluent que, depuis 69 % de femelles (terrain) vers 72 % dans ce délai; chauffées ensuite, le niveau se maintient, oscillant entre 74 et 67 % dans les 70 jours consécutifs au transfert (fig. 7, courbe e), alors que la moitié de la population restante est adulte vers le 55ème jour. Il n'apparaît pas que, durant ces 40 jours de froid, la photopériode affecte la relative stabilité du sex-ratio.

Le matériel parallèle (novembre) placé directement à la chaleur (158 larves), garde la proportion des sexes assez constante à partir des 69 %.

L'évolution dans les trois conditions artificielles rapportées est mise en regard de courbes du pourcentage de femelles constaté pendant les mois d'hiver de 2 années. On notera un parallélisme acceptable entre celles-ci et la courbe au cours des 120 jours de refroidissement des larves de novembre. Par contre, les indications données pour une survie en absence de froid ou après un passage insuffisant au froid (novembre + 40 j.) tendent à faire mettre sur le conditionnement thermique hivernal la mortalité différentielle des femelles.


75
70
60
50
40
35
1969-70
1968-69
Population des Salins
FIN OCT.
FIN NOV.
FIN DEC.
FIN JANV.
FIN FEV.
FIN MARS
FIN AVRIL
FIN MAI
EVOLUTION % FEMELLES
50 % ADULTES
e
10J
10J
c
d
Populations expérimentales

C/ DISCUSSION: REALISATIONS ADAPTATIVES DU PYRGOMORPHE

1.- Les Pyrgomorphidae forment un groupe de répartition essentiellement de basses latitudes: de BOLIVAR (1884) aux auteurs récents, le nombre d'espèces a augmenté mais la répartition a été peu modifiée. Le genre Pyrgomorphe lui-même atteint la zone méditerranéenne ou son équivalent vers la Caspienne et la mer d'Aral, et le nombre d'espèces décroît vers le Nord. Vers nos régions occidentales, un contraste éclatant est marqué entre les deux rives de la Méditerranée: 12 espèces signalées en 1943 par CHOPARD dans le Maghreb, une seule connue pour Espagne-France-Italie. Plus à l'Est, la faune de BEI-BIENKO et MISHCHENKO (1951) reconnaît P. guentheri remontant dans la région sud-caucasienne et, plus au Nord, le seul P. conica (scindé en 3 sous-espèces) dont PREDTECHENSKII avait, en 1930, aussi signalé l'hibernation larvaire.

L'identité des Pyrgomorphes est délicate: la coexistence de P. conica et de P. cognata du Maroc à la Tunisie à fréquences apparemment voisines et en Egypte, et le voisinage manifeste des espèces d'après les diagnoses, gênent actuellement pour toute référence critique dans ces régions. Quoi qu'il en soit, aucun auteur ne revient sur la présence d'une seule espèce: P. conica OLIV. (= P. grylloides LATR.) dans le Sud de l'Europe. Qu'elle soit considérée comme sous-espèce (P. c. conica OLIV. des auteurs russes), élément pionnier ou relicte au Nord de la Méditerranée d'une espèce au sens linnéen, ou forme géographique d'une super-espèce qui engloberait P. cognata, le point intéressant ici réside dans la situation de notre matériel vers sa limite septentrionale.

2.- Il est plausible de considérer que l'évolution biologique de ce matériel est partiellement indépendante des détails morphologiques qui permettent de la nommer. Les localités-limites ne semblent pas devoir se définir par leur caractéristique pédologique: ce Pyrgomorphe est fréquent sur les sables littoraux mais existe volontiers dans le Massif des Maures ou dans la chaîne des Alpilles: le développement embryonnaire est sans doute assez neutre dans son exigence physico-chimique du sol. La polyphagie du genre, acceptant un éventail large de familles de plantes, ne doit pas davantage constituer une barrière à son aire. Il est peut-être plus fondé de voir dans les caractéristiques climatiques, notamment thermiques, la nature de la limite de répartition.

Non fouisseur à l'état de larve hivernant longtemps, l'espèce reste épigée plus de 11 mois de l'année. Elle devra subir des contrastes thermiques (et photopériodiques) considérables par rapport à ce à quoi les autres espèces du groupe sont habituées.

3.- Des températures "extrêmes" dans cette région, il est généralement admis que celles d'hiver sont plus limitantes que celles d'été pour la poursuite du développement des insectes, et les diapauses d'hiver sont plus souvent considérées que les estivations. En se limitant aux Acridiens, les notations de GRASSE (1924) sur l'hibernation sont confirmées; ainsi, tous les Acridiens de la localité ont une diapause (?!) embryonnaire, avec les exceptions suivantes: hibernation à l'état imaginal d'Anacridium, Ailopus et Acrotylus, et à l'état larvaire de Pyrgomorpha. Ce dernier est le seul genre européen, avec des Tetrix, à résister sous cet état. L'hibernation de P. conica OLIV., reconnue en plusieurs points de sa limite Nord, correspond à une forme de résistance signalée, par ailleurs, comme efficace devant des conditions climatiques autres qu'une faible température. Ainsi, P. cognata KR. est le seul des 67 Acridiens observés par JOYCE (1958) qui survit à l'état larvaire à la saison sèche du Soudan (lat. 14°)- cette "saison sèche", et plus froide, étant d'ailleurs accompagnée d'une certaine mortalité.

L'indication brute du type d'hibernation, en Provence, peut ne pas suffire à définir le cycle biologique d'une espèce: Locusta, hivernant à l'état embryonnaire, voit aussi des adultes passer l'hiver si celui-ci est doux, sans que leur rôle soit clair comme cycle parallèle. L'aptide, pour des souches régionales de cette espèce, de présenter une inhibition de maturation est un fait qui n'est pas exclusif des déterminismes de l'intensité de la diapause embryonnaire (VERDIER, 1964). L'information phénologique pour Pyrgomorpha, et son comportement en élevage de routine tendent à montrer que cet Acridien aurait, aussi, deux diapauses ou arrêts de développement.

4.- Quelques cas de développement avec deux diapauses ont été décrits, spécialement chez des Lépidoptères: Opheroptera (embryon et pupe), Dendrolimus (larve et larve) parmi les mieux étudiés. Avec Locusta des Salins, les deux réactions, imaginale puis embryonnaire sont consécutives; dans celui de Pyrgomorpha également: deux stades successifs

correspondant à une "phase critique" dans la vie larvaire. Dans les deux cas, la diapause d'hiver, plus durable, plus "sérieuse" a été plus facilement reconnue; il se pourrait que la première, estivale, ait un certain intérêt fonctionnel en retardant l'apparition du stade devant entrer en diapause hivernale et en assurant une synchronisation du matériel éventuellement hétérochrone jusque-là.

Cette période critique des stades IV et V (le plus souvent), avec des sensibilités menant à deux réactions successives, est aussi celle pour laquelle on observe la plus grande fluctuation du sex-ratio : de plus en plus de femelles dans la population en août-septembre et de moins en moins de décembre à avril. Les deux sexes sont bien rencontrés, à tout moment de l'année, mais il semble que la meilleure survie de chacun, pour les stades considérés en tout cas, soit liée à des caractéristiques climatiques quantitativement distinctes: une longue photopériode favoriserait la femelle au stade IV, une condition hivernale typique favoriserait le mâle. Une étude des preferenda, la physiologie comparée en cours d'hibernation seraient intéressantes à mener comme moyen de discrimination de "caractères sexuels secondaires" autres que morphologiques.

5.- Si la femelle est plus adaptée à la période été-automne (ou aux photopériodes correspondantes) et le mâle moins inadapté à l'hiver (ou à sa température) nous avons peut-être une indication liée à la limite de répartition de l'espèce. Un froid hivernal un peu plus intense et durable, sensiblement plus au Nord de la zone Provence-Languedoc, pourrait éliminer la femelle (avant le mâle); les possibilités de parthénogenèse (thélytoque), apparemment plus développées que chez les quelques Acridiens étudiés à cet égard (sauf Kosciusciola & les Tétrigides) ne seraient d'aucun recours dans une remontée de l'espèce vers le Nord.

Quelle peut être la signification adaptative d'une parthénogenèse en liaison avec le cycle d'un Insecte anormalement de haute latitude? Elle n'apparaîtrait qu'après une série de comparaisons impossibles actuellement. Les quelques captures des premiers stades larvaires aux Salins ne permettent pas de penser, d'après le sex-ratio, que la parthénogenèse intervienne. La densité des adultes y est assez forte (ce qui a entraîné le choix de la station) et les chances de rencontre des partenaires élevées; dans d'autres stations de la région où l'espèce

est rare, elle pourrait intervenir. ~~Nous verrons~~ (§ III) que les larves ayant une telle origine ont une viabilité normale: la parthénogenèse est, au moins, qualifiable d' "accidentelle". A ce titre, son intérêt pour l'espèce est d'ordre général (thélytoque): elle pourrait assurer des effectifs ultérieurs plus proportionnels aux femelles parentales qu'aux couples parentaux. Mais, compte-tenu de la mortalité hivernale femelle préférentielle, l'intervention de la parthénogenèse chez P. conica pourrait tendre à compenser cette disparition relative liée aux hivers de haute latitude.

Si la parthénogenèse est au moins accidentelle dans le genre comme elle l'est chez P. conica des Salins (et Poecilocerus des Indes), si des Pyrgomorphes peuvent coloniser des régions froides (P. montigena CH. et Lépineyi CH.) à au moins 2.000 m. au Maroc et au Nord de la Caspienne, l'éventuelle relation suggérée entre parthénogenèse et survie des deux sexes pourrait être recherchée sur d'autres matériaux.

6.- Le monovoltisme sur les côtes du Sud de la France n'est pas une caractéristique spécifique si la souche égyptienne appartient bien à P. conica comme il est raisonnable de le penser. La souche provençale, dans des conditions de laboratoire un peu distinctes de celles du terrain, a même donné une seconde génération; et quelques adultes sont rencontrés en septembre-octobre, représentant moins de 0,5 % des captures (bien que plus repérables que les larves). Ainsi, la manifestation monovoltine n'est pas d'une rigueur absolue, même si la "diapause estivale" en accroît l'efficacité. Ces adultes sont, dans l'état actuel de leur physiologie et pour ce climat, destinés à ne pas donner de descendance. Il y a là, cependant, soit un reste de la manifestation des caractéristiques de développement sud-méditerranéen, soit une possibilité évolutive latente, ou les deux.

Cependant, les deux autres possibilités d'hibernation: la plus fréquente sous forme d'embryon et la moins fréquente sous forme d'adulte ne semblent pas capables de produire un système de "double assurance" vis-à-vis de l'hiver. Il en va, ainsi, différemment de Locusta qui, à peine plus au Sud, peut hiverner de deux façons, de Tetrix (SICKER, 1964)

en Europe continentale et des Gryllides (Sud-Ouest des Etats-Unis) en passe de se sous-spécifier en fonction de leurs modes d'hibernation doublés. Ni les adultes automnaux ni l'aptitude au développement des oeufs, reconnue à 19°, ne permettent de penser à la possibilité qu'aurait P. conica d'exploiter d'autres systèmes de résistance à l'hiver. L'hibernation larvaire n'en paraît que plus intéressante, liée plus à une résistance généralisée des larves dans leur "zone critique" qu'à une aptitude restreinte à supporter le froid.

III.- C R O I S S A N C E E T D E V E L O P P E M E N T A U L A B O R A T O I R E

CONDITIONS D'ELEVAGE

Le matériel vivant provient soit de captures sur la station sableuse des Salins d'Hyères (cf. II A), soit d'élevages effectués au laboratoire.

Les larves sont maintenues en bocal de 10 cm. de haut. et 6 cm. de ∅ en verre, couvert de gaze; les bocaux sont groupés en cercle autour d'une lampe, leur bord chauffé étant à 8 cm. de celle-ci. Des élevages massifs de larves, et le maintien des adultes pondeurs, sont réalisés en cages de bois de 40 x 40 x 40 cm., contenant une lampe de même type que précédemment; ce double système assure des températures analogues dans les deux types d'enceintes.

L'ensemble des élevages est effectué dans des salles au sous-sol du bâtiment, 12 rue Cuvier; à défaut de salles conditionnées, ces salles assurent un tamponnage thermique acceptable, à travers les saisons.

Il ressort de diverses obs ations que cette Pyrgomorphidae serait peu graminivore. Un essai préalable, portant sur une vingtaine de plantes représentant 6 familles méditerranéennes, n'a pas permis de trouver une nourriture plus acceptée que le groupement Laitue et Poa annua; ces deux plantes, disponibles en toute saison à Paris, ont, pour cette dernière raison, été retenues d'emblée. Un léger complément de son de froment est ajouté; les feuilles fraiches sont introduites quotidiennement.

Ce travail a été entrepris avant que des observations soient publiées, pour la première fois, par IBRAHIM (1969c) sur l'alimentation de l'espèce; cet auteur a testé 14 plantes du delta du Nil, desquelles 8 sont acceptées: notamment des Papilionacées: Vicia, Trigonella, Cicer, Trifolium, Lupinus,- et Linum, Portulaca et le Coton; Vicia faba assure la fertilité maximale. Deux Graminacées: Cynodon dactylon et Imperata cylindrica ne peuvent servir pour la nourriture.

Quatre conditions climatiques sont utilisées, variant chauffage et éclairage, désignées ci-dessous

" salle d'élevage 8 h.", "salle d'élevage 16 h.",

" chambre froide 8 h." & " chambre froide 16 h.": les deux intermédiaires devant se rapprocher des périodes respectivement "estivale" et "hivernale", les deux autres devant permettre une analyse éventuelle

du rôle de la température et de la photopériode.

La température "salle d'élevage" est obtenue par le service des lampes (Philips 100 W.) pendant 8 heures de la photophase: 23°C avant le chauffage, 31° 2 heures après, 34° en fin de service. La température "chambre froide" est limitée à 7° pour l'essentiel de la journée et toute la nuit; un appoint thermique est réalisé par la mise en service, 3 heures, d'une lampe: 22°C au bout d'une heure, 25° à la fin de la courte période chaude (destinée à mimer les pointes d'insolation hivernale et à assurer une prise alimentaire d'entretien).

L'éclairage indiqué, réparti autour de la période chauffante, est obtenu par des tubes fluorescents commandés automatiquement. Pour certaines observations, des photopériodes autres que 8 et 16 h. sont utilisées. Les bocaux et cages sont dans des boxes isolés par des rideaux noirs.

La surveillance quotidienne des élevages comprend la notation des mues, des mortalités, la conservation éventuelle des exuvies et le décompte des stries oculaires, la notation des copulations et la récolte des pontes.

Les oothèques, recueillies dans du sable de rivière tamisé et lessivé, sont incubées à des températures variables assurant la disponibilité de larves néonates à des dates décalées.

A/ SOUCHE DE PROVENCE

La localité Salins d'Hyères a été retenue comme possédant une population relativement dense de P. conica au cours des années (VERDIER, comm. pers.) et comme étant facilement accessible par chemin de fer et autobus. Elle a été visitée mensuellement ou bimensuellement de mars 1968 à mars 1971.

1.- Adulte

a) Maturation et comportement sexuel

La maturation a lieu de 7 à 12 j. après la mue imaginale: première ponte; la copulation précède cette ponte de 2-3 j. en moyenne, parfois jusqu'à 6 j.: comme chez les autres Acridiens, le mâle est apte à copuler avant l'accomplissement d'une première vitellogenèse.

L'appareil mâle est introduit sous les valves postérieures; la copulation persiste pendant l'alimentation. Celle-ci dure de 30 minutes

à 2 heures au maximum; le chevauchement s'établit toujours le mâle étant dirigé inversement à l'orientation de la femelle sur laquelle il se retourne. Un couple attire fréquemment un second mâle qui peut chevaucher la femelle intromise; ce trait est observé sur le terrain comme en cage. Perturbée, la femelle in copulo saute, plusieurs fois éventuellement, et le couple peut être disjoint. Plusieurs copulations peuvent avoir lieu entre deux pontes.

L'humidité du sable retenue par la pondeuse est toujours plus faible que celle choisie par Locusta et plus forte que celle exigée par Acrotylus, des mêmes stations. L'oviposition dure 1-2 heures vers 30°. Le tube de matière spumeuse supérieur déposé, la femelle ne damme pas le sol, contrairement aux Oedipodinae; l'extrémité de l'oothèque affleure de quelques millimètres sur la surface ou au dessous, quelles que soient les différences d'humidité du sable (pour un même tube par exemple). La ponte est suivie de quelques heures au cours desquelles la femelle ne se nourrit pas et d'une journée sans acceptation du mâle.

En présence de sable trop sec ou trop humide, la femelle perfore le substrat sans pondre; très rarement elle pond "à sec", dans la cage - mais plus spécialement pour une femelle non fécondée.

b) Longévité et fécondité

A la température rythmée de la salle d'élevage, les femelles fécondées vivent de 16 à 80 jours (moyenne 47 j.), les mâles de 15 à 75 j. (moyenne 42). Environ 2 % des femelles, ne pondant pas, vivent plus longtemps que les fertiles; celles non fécondées intentionnellement survivent de 80 à 100 jours. Le nombre moyen des oothèques, dans ces élevages, est de 2,7; quatre est le nombre maximum; l'intervalle moyen est de 7 jours (de 4 à 10 j.).

Il apparaît qu'une hibernation correcte des larves est une condition de la maturation: des adultes obtenus, en salle d'élevage, à partir de récoltes de larves (cf.IV B2) durant l'hiver (très peu pour fin octobre, de plus en plus en fin d'hiver) ont les fécondités suivantes:

	à 8 h.	à 16 h.
de fin septembre (peu)	0	0
" octobre (peu)	0	0
" novembre	0,5	0,5
" janvier	0,6	0,9
" février	0,9	0,9
" mars	0,9	1
" avril (de larves et adultes)	> 2,2	> 2,2 oothèques

c) Parthénogenèse

L'évolution du sex-ratio (cf. II B 2) au cours des saisons pose le problème d'une aptitude de l'espèce à voir le sexe mâle disparaître; des observations ont porté sur la ponte de femelles isolées dès le dernier stade larvaire.

Ces femelles pondent plus tard que celles fécondées: vers 20-25 jours, au maximum 3 oothèques (moyenne 1,8), 60 % n'étant pas déposées dans le sable et les oeufs pouvant ne pas être enrobés de matière spumeuse. La remarquable proportion (pour un Acridien) de 45-60 % des oeufs donne des embryons intacts, capables d'éclore, femelles; on rapprochera ce fait du résultat obtenu (PRUTAI et NIGAM , 1939) chez une autre Pyrgomorphidae dont 55 % des oeufs évoluent aussi par parthénogenèse.

2.- Oothèque et oeufs

a) Description

L'oothèque mesure de 38 à 60 mm. (moyenne 44), avec un diamètre extérieur de 6 mm.. La partie spumeuse supérieure occupe la moitié de la longueur totale. Le nombre d'oeufs par oothèque varie selon divers facteurs; l'échantillon illustré au tableau 9 représente la série des oothèques - des premières aux dernières- pondues par un lot de femelles récoltées sur le terrain au dernier stade et en début de vie imaginale (fin avril) et groupées au laboratoire (moyenne 29,8).

nb. cas	nombre oeufs/ooth.
1	10 oeufs
3	12-14
3	15-17
13	18-20
18	21-23
12	24-26
29	27-29
35	30-32
12	33-35
14	36-38
8	39-41
4	42-44
3	45-47
4	48-50
2	51-53
2	54-56
1	58

Tableau 9.- Nombre oeufs par oothèque; ponte totale d'adultes groupés.

L'oeuf frais est jaune; il devient fauve ensuite. Sa taille varie avec divers facteurs et augmente au cours de l'incubation; l'échantillon présenté ci-dessus présente des tailles inclues entre 3,3 et 5,0 mm., 12 jours après leur passage à 34° (soit aux 2/3 de la durée d'incubation): l'absorption d'eau étant sans doute terminées; les diamètres correspondant alors aux limites: 0,7 et 1,1 mm.- les moyennes sont, pour ce lot, à ce stade: 4,1 mm. et 0,9 mm. .

b) Durées d'incubation

A six températures constantes, l'éclosion a lieu après les délais indiqués au tableau 10.

Température	durées	
19°C	113-160	$\bar{m}$: 130 j.
28	30-32	31
31	20-22	21
34	17-19	18
37	16-18	17
40	16-17	17

Tableau 10.- Durée d'incubation à températures constantes.

En comparant à des espèces de Pyrgomorphidae observées par Antoniou (in UVAROV, 1966), les embryons de cette souche de P. conica se développent plus rapidement que ceux d'un Poecilocerus, à peine plus que ceux de P. Kraussi et plus lentement que ceux de P. cognata. Des données de IBRAHIM (1969b) sur une autre souche de conica seront présentées ci-dessous (IIIB 2).

La plupart des espèces d'Acridiens de cette station présentent une diapause embryonnaire. De deux autres, sans diapause ou à diapause facultative, un élément de comparaison est possible: Acrotylus a un développement plus lent (de 28 à 37°), Locusta un développement plus rapide.

L'observation à 19° a été réalisée en partie pour tester l'aptitude de ce Pyrgomorpha à se développer avec une diapause embryonnaire pour rendre éventuellement compte du long délai existant entre les premières pontes dans la nature (vers le 10 mai) et le stade (IV)-V-(VI) prêt pour l'hibernation (fin octobre). Cependant à 19°, nous n'avons pas observé de diapause de l'oeuf.

3.- Larves

Il était signalé (GRASSE, 1924) que l'espèce présentait un intérêt particulier au cours de sa vie larvaire, alors que les premiers élevages ne montraient pas de particularité saisissante concernant les développements imaginal et embryonnaire. D'autre part, il est rapidement apparu, à la récolte du matériel et lors de son élevage que le développement -continu ou interrompu- des larves était accompagné d'une certaine complication dans le déroulement des stades de croissance larvaire. Pour ces raisons, et simplement pour pouvoir nommer le matériel étudié, il a semblé nécessaire de connaître le déroulement de cette croissance.

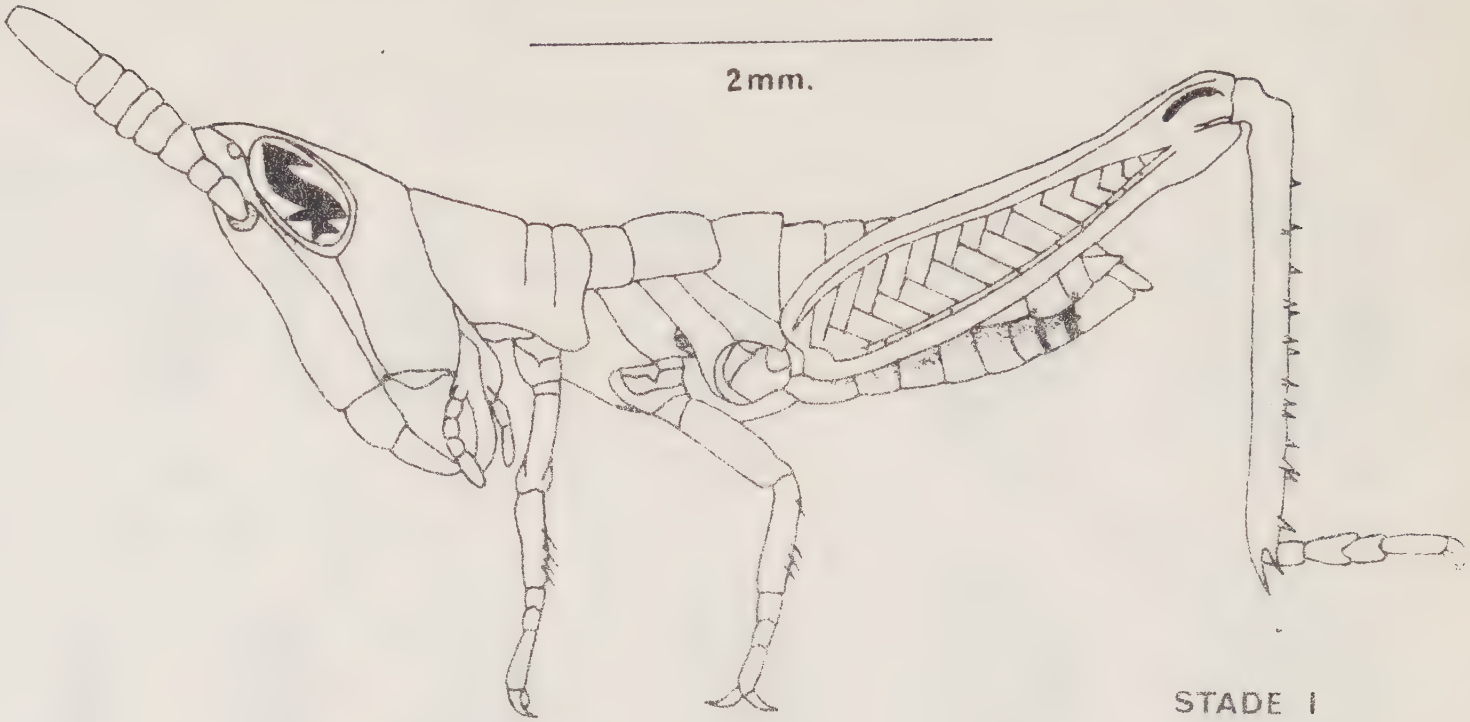
Les larves récoltées sur la station, entre la laisse de Posidonie et les Salicornes, sont de couleur différente: brun, gris, jaune, ivoire ou vert; ce dernier type est presque limité à la zone humide vers la saline. En élevage, les types ivoire et fauve dominent, sans doute en rapport avec un taux d'humidité plus faible dans cette condition: un élevage spécialement mené en condition humide, à partir de larves diversement colorées, entraîne une dominance du phénotype vert. Les larves de la station, de divers types, montrent en condition standard, le maintien du type vert ou sa transformation en larves de type fauve à l'occasion des mues. La polychromie est rencontrée dans les séries de matériel adulte conservées dans les collections. IBRAHIM (1969 b) rend compte de cette même variation pour une station, le type vert étant aussi absent en milieu sec; il observe que la proportion de celui-ci augmente au printemps et en automne et que la densité n'affecte pas cette variation.

a) Croissance

a 1.- Oeil

Une strie oculaire existe au premier stade (fig. 8); une nouvelle strie est ajoutée à l'occasion de chaque mue. Les adultes des types à 6,7 et

TYPE DE DEVELOPPEMENT A 8 STADES



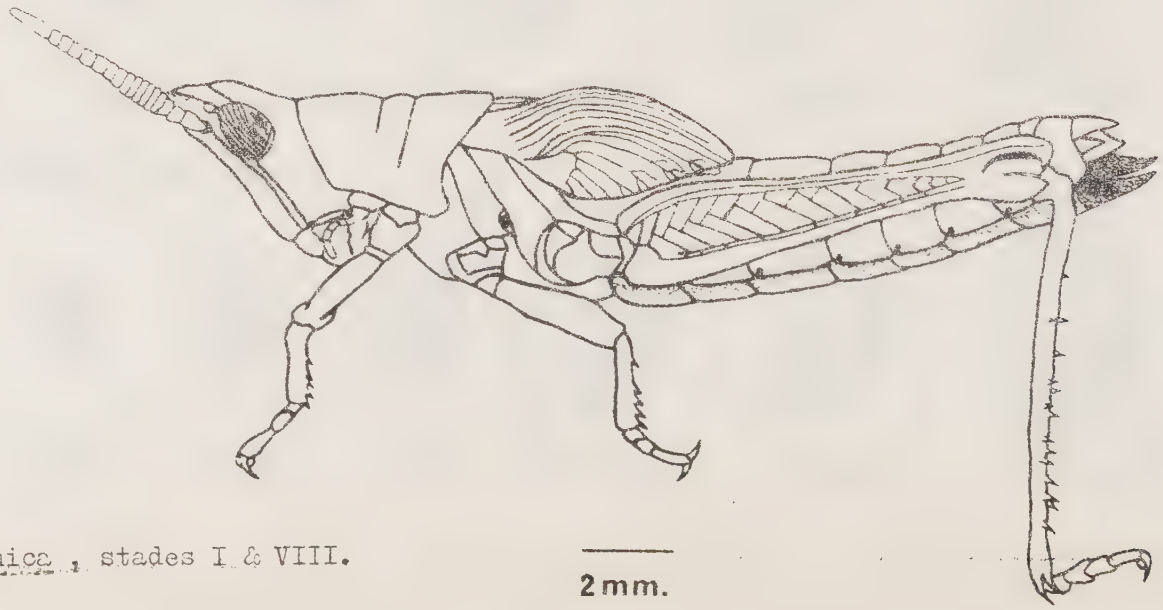


Fig. 8.-

Pyrgomorpha conica , stades I & VIII.

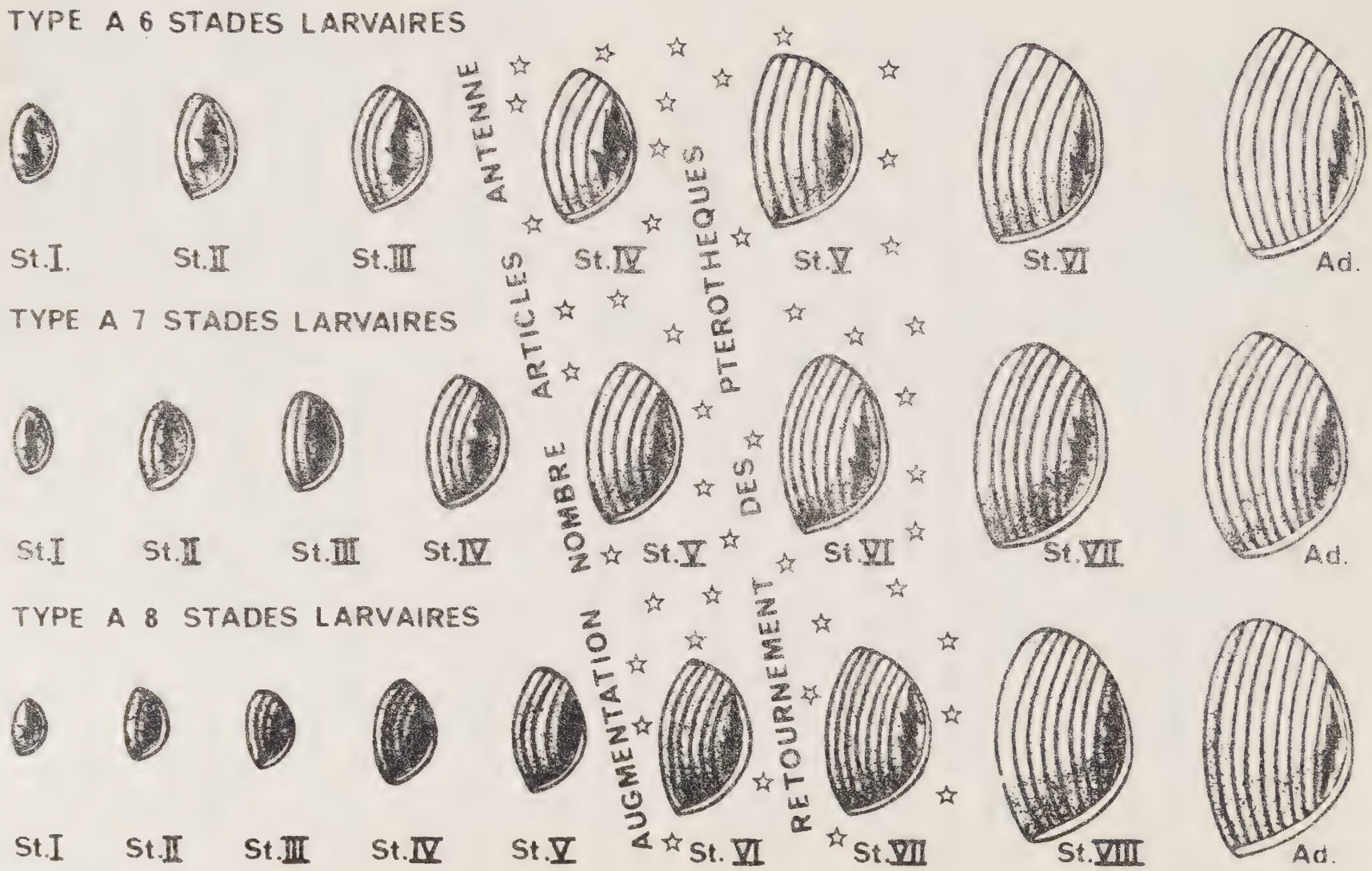


Fig. 9.- Evolution de l'oeil. 3 types de croissance femelle (zone étoilée: stades de diapause).

8 stades montrent, ainsi, sept, huit et neuf stries oculaires respectivement (fig. 9). Environ 1 000 individus provenant d'éclosion au laboratoire (en isolement et groupement), sont examinés à chaque intermue dans leur morphologie et montrent la relation absolue entre ordre du stade et nombre de stries, comme signalé chez 4 Acridiens (cf. MUKERJI et BATRA (1938), VOLKONSKY (1938), RAO et GUPTA (1939) et ALBRECHT (1955)

Les larves capturées sur le terrain sont, ainsi, identifiables quant à leur développement antérieur.

Les mues à "stries négatives" signalées chez Schistocerca (ROONWAL, 1947) et Nomadacris, (BURNETT, 1951) ne paraissent pas exister ici. La relation entre le nombre de stades et le nombre de stries oculaires facilite l'étude des populations sur le terrain: de l'éclosion (juillet) à la mue imaginale (avril-mai suivant), notamment au cours de la diapause hivernale.

UVAROV (1966) a mentionné que la majorité des espèces du groupe évolué des Gomphocerinae montre 4 stades seulement, mais chez les groupes primitifs (Catantopidae, Pamphagidae, Pyrgomorphidae) le nombre de stades est cinq ou plus.

En ce qui concerne les Pyrgomorphidae, 9 espèces de la famille sont rapportées par UVAROV (1966) pour leur nombre de stades: 5-8 chez les femelles, 5-7 chez les mâles avec un nombre supérieur pour les femelles lorsque les deux sexes ont été distingués. Nous avons déjà montré chez Pyrgomorpha conica (ABOU-ELELA, 1969) que la femelle montre 6, 7 ou 8 stades et le mâle 6 ou 7 stades larvaires.

a 2.- Genitalia

Au premier stade, les valves ventrales sont visibles pour les trois types, à peine plus grandes pour les individus devant passer par 6 stades que pour les autres, en particulier pour ceux devant passer par 8 stades, chez lesquels elles peuvent être rétractées sous le 7e sternite; le contraste n'est pas aussi fort que pour Nomadacris chez qui BURNETT (1951) signale ces valves ventrales comme seulement visibles dans la forme à 7 stades (nombre élevé).

La première différence morphogénétique nette apparaît au 3e stade dont les valves ventrales du type à 7 stades atteignent la limite du 8e sternite, alors que leur apex l'a dépassé pour le type à 6 stades.

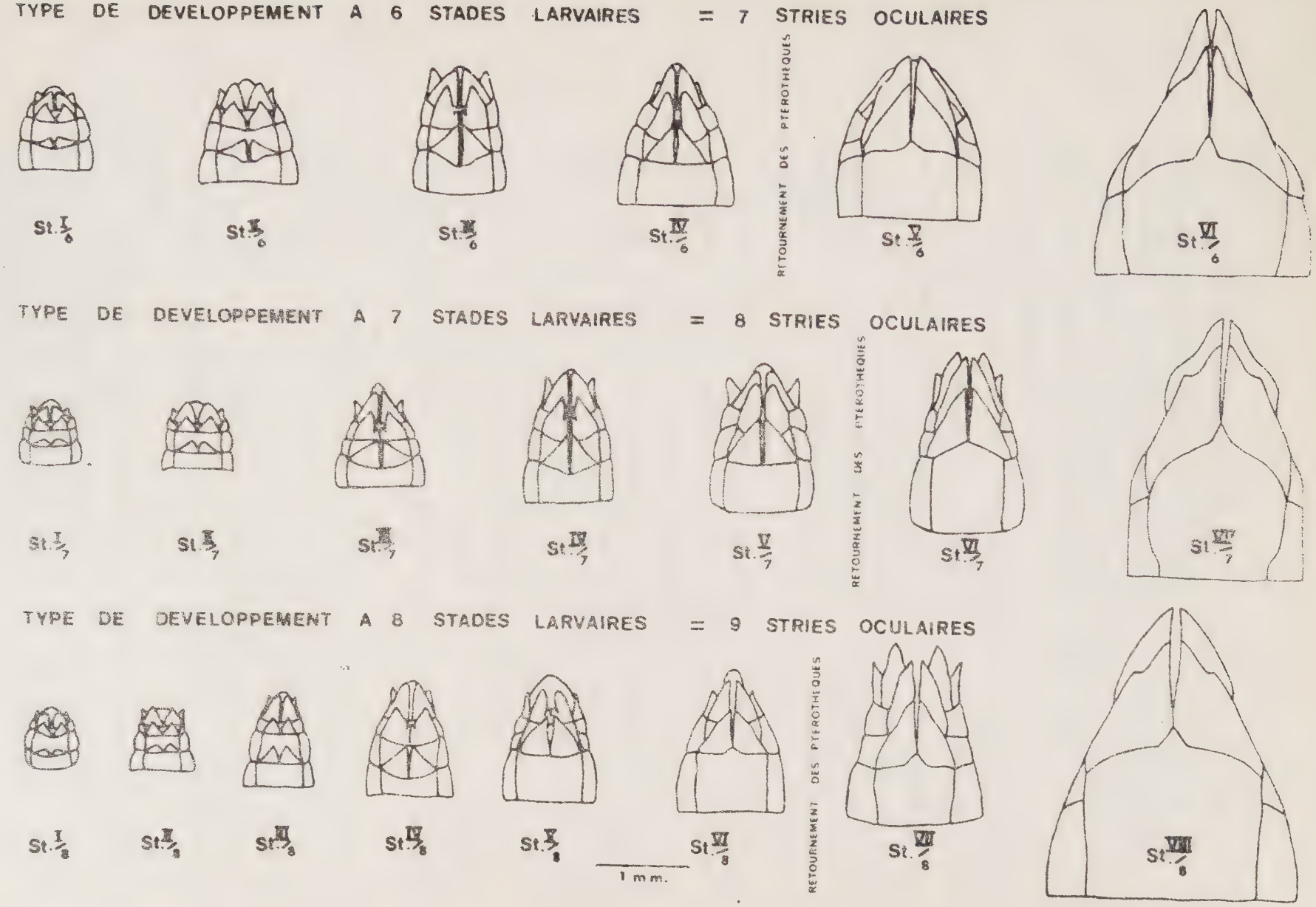


Fig. 10.- Evolution des genitalia: 3 types de croissance femelle.

Au 4e âge du type à 6 stades, les marges internes des valves dorsales sont partiellement cachées par les ventrales: leur apex seul restant visible. Ce degré d'avancement vers la structure imaginale n'est pas atteint au même 4e stade des deux autres types de croissance pour lesquels les valves dorsales sont bien dégagées à leur base et leurs marges internes encore entièrement visibles.

Au 5e âge du type à 7 stades, avant le retournement des ptérothèques, les marges internes des valves dorsales sont cachées par les valves ventrales: ce type a atteint et quelque peu dépassé le niveau morphologique qui était obtenu un stade plus tôt, chez le type à 6 stades. Une confrontation entre le 6e âge du type à 8 stades et le 5e du type à 7 montre qu'ils sont comparables et légèrement en avance sur le 4e du type à 6 stades.

Ainsi, outre le fait qu'ils vont être immédiatement suivis du retournement des ptérothèques, on peut considérer que les stades IV/6, V/7 et VI/8 sont morphologiquement homologables.

La figure 10 représente ces stades, figurés d'après des élevages individuels, la même distance étant répartie, pour les trois modalités entre les nombres correspondants de secteurs, faisant ainsi apparaître les zones critiques : commune pour le retournement des ptérothèques, particulière pour les stades supplémentaires éventuels.

Les genitalia mâles ne montrent pas de différences externes bien marquées entre les deux types de croissance: à 6 et à 7 stades larvaires.

a 3.- Ptérothèques (fig. 11).

Au 1er âge chez les trois types de croissance, l'angle postérolatéral du mesonotum et celui du metanotum ne montrent aucune ébauche alaire.

Au stade II/6 ces localisations sont un peu saillantes; elles sont plus difficiles à remarquer pour les stades II/7 et II/8; cette étape n'est même pas atteinte pour le stade III/8 mais le devient à la mue suivante.

Aux stades III/6, IV/7 et V/8, l'ébauche apparaît comme un lobe triangulaire, son extrémité étant dirigée postérieurement.

On remarque que les ptérotèques au stade précédant le retournement sont, pour le type à 8 stades, à contours relativement arrondis, alors que la forme acuminée caractérise plutôt le type à 6 stades larvaires.

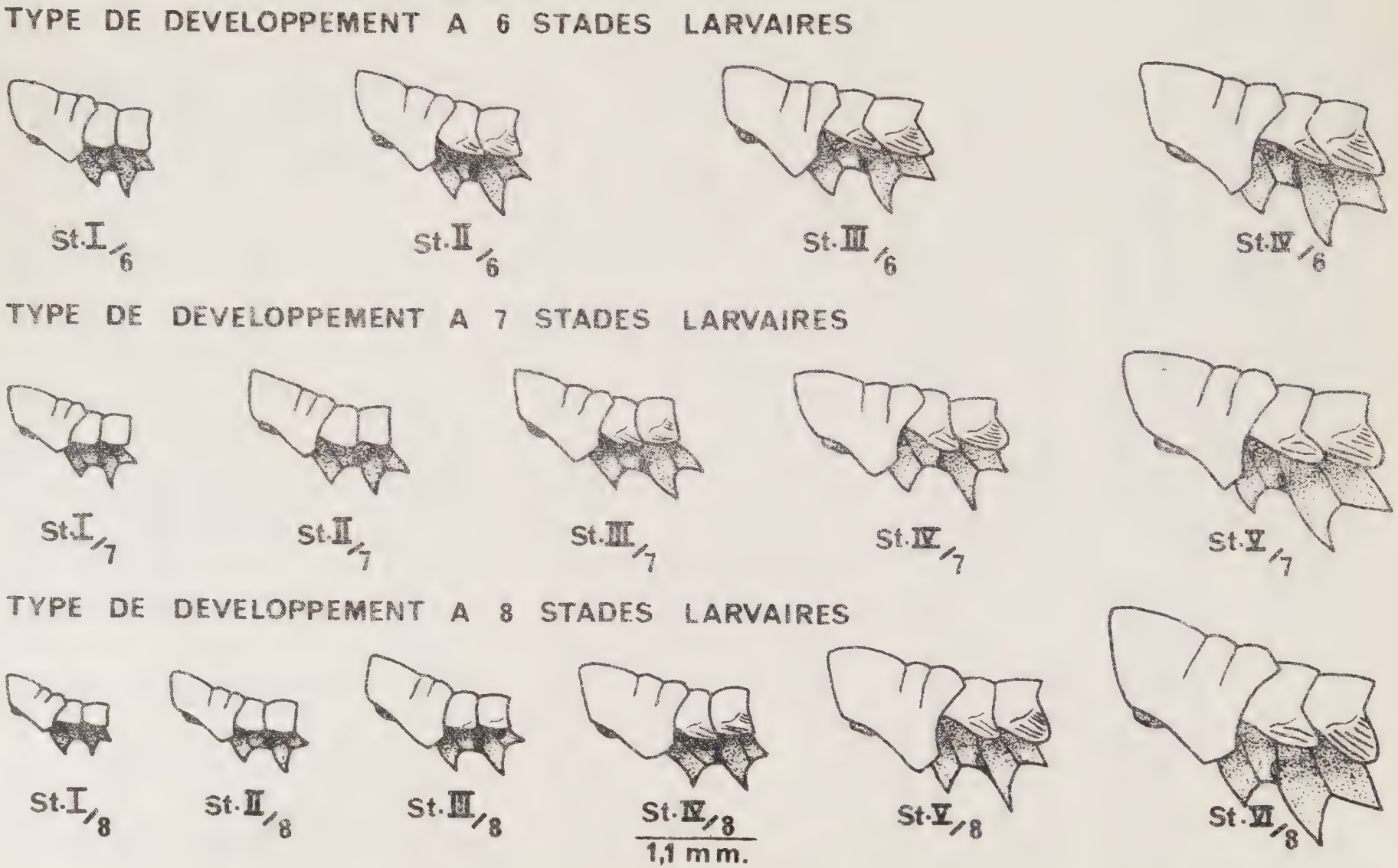


Fig. 11.- Evolution du thorax: 3 types de croissance femelle, antérieurement au retournement des ptérothèques.

ALBRECHT (1955) a signalé que les ptérothèques de type solitaire sont à contours arrondis, leur élongation falciforme caractérisant le type grégaire chez Nomadacris; il ajoute que cette observation s'applique également à Locusta et à Schistocerca.

En notant que le retournement des ptérothèques se place juste après les stades IV/6 ou V/7 ou VI/8, on remarquera que leur élongation est notable des les stades II/6, III/7 et IV/8, soit pour 3 stades dans chaque cas.

Chez les mâles, le retournement des ptérothèques a lieu juste avant les 5e et 6e stades pour les deux types de développement et leur élongation est visible dès les stades II/6 et III/7.

Le retournement des ptérothèques fixé par ROONWAL (1946, 1952) entre les stades III et IV, ne correspond pas à une règle applicable ici.

a 4.- Antenne

Dans les deux sexes, le nombre des articles antennaires varie avec le stade selon le type de croissance larvaire.

Il est de 6 depuis l'éclosion jusqu'au stade précédant le retournement exclu chez les 3 types de femelles et les 2 types de mâles; à ce stade, dans les deux sexes, il est de 8; au stade suivant le retournement, il est de 11 (cf. tableau 11).

Au 2e stade après le retournement, les femelles ont 13, 14 et 15 articles respectivement pour les types à 6, 7 et 8 stades; et les mâles: 14 et 15 pour les types à 6 et 7 stades.

Stades	Femelles			Mâles	
	6 st.larv.	7 st.larv.	8 st.larv.	6 st.larv.	7 st.larv.
St. I	6	6	6	6	6
St. II	6	6	6	6	6
St. III	6	6	6	6	6
St. IV	8	6	6	8	6
	RETOURNEMENT			RETOURNEMENT	
St. V	11	8	6	11	8
		DES		DES PTEROTHEQUES	
St. VI	13	11	8	14	11
		PTEROTHEQUES			
St. VII ou adulte	14	14	11	15	15
St. VIII ou adulte		15	15		16
Adulte			16		

Tableau 11.- Nombre d'articles antennaires selon le type de croissance.

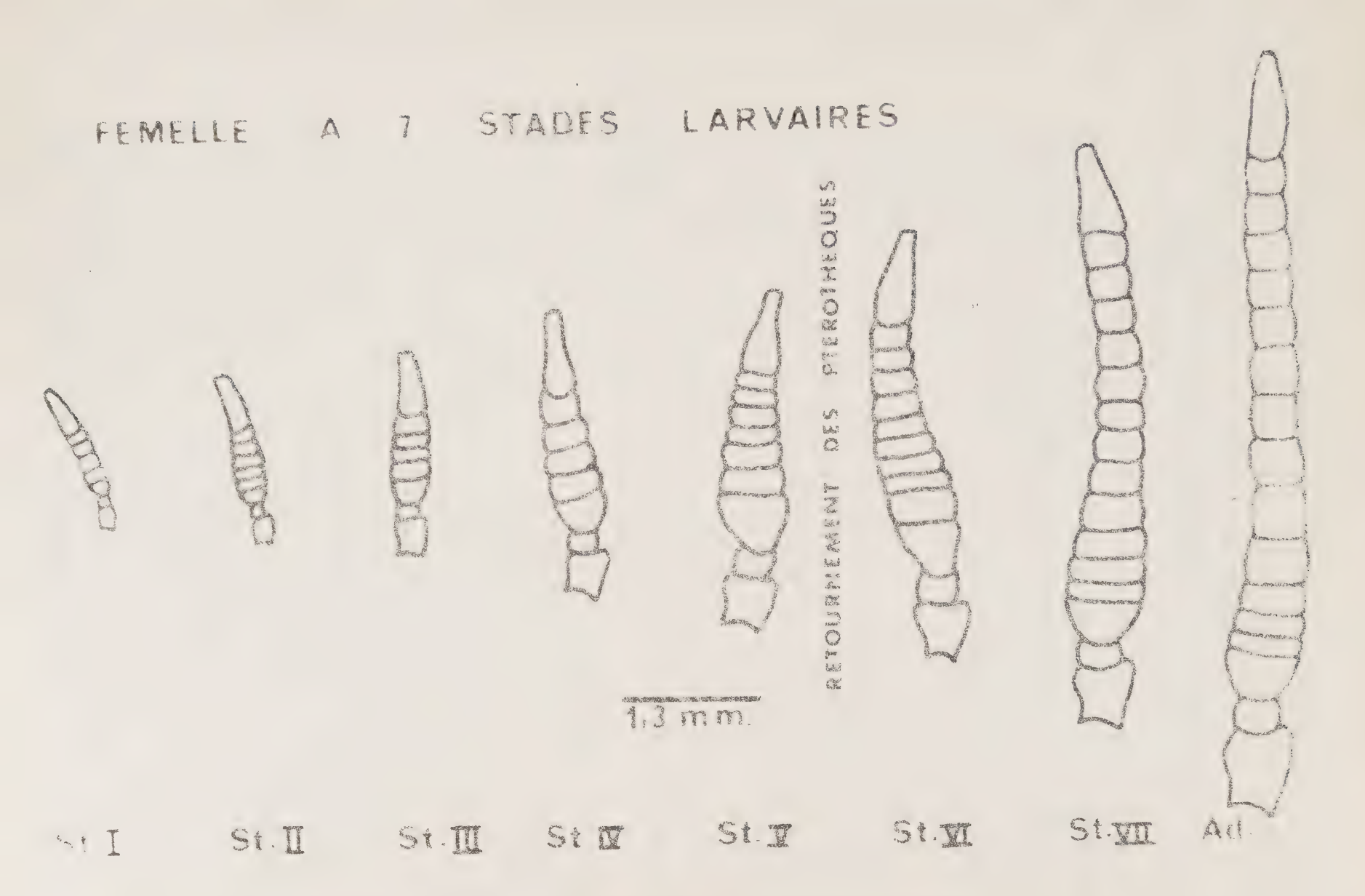


Fig. 12.- Evolution de l'antenne: type intermédiaire de croissance femelle.

Chez les adultes femelles on observe 14, 15 et 16 segments pour les types à 6,7 et 8 stades; les adultes mâles ont 15 et 16 segments chez les types à 6 et 7 stades respectivement.

L'évolution de cette segmentation est illustrée (fig. 12) pour une des 5 catégories.

Le dénombrement facile des parties d'un tel organe, pouvant refléter un niveau de croissance, a évidemment donné lieu à de nombreuses observations entre celles de COLEMAN (1911) & de DE ZOLESSI (1958), lesquelles montrent, chez les Acridiens, que le nombre des articles ajouté est nul ou de 1 à 6 pour chaque mue. Il existe également une variation liée au sexe et au nombre de stades, et une variabilité générale.

a 5.- Fémur postérieur

Le décalage progressif des trois types de croissance peut s'exprimer quantitativement, si l'on fait une analyse de l'accroissement d'un caractère isométrique; on a choisi la longueur du 3e fémur (facilement mesurable) dont la croissance est pratiquement homothétique à celle de l'ensemble du corps (JOLY, 1956).

Nous avons classé les insectes à l'état néonate en fonction de la longueur du fémur postérieur, et mesuré cet organe (F) pour chaque stade jusqu'à l'adulte, pour les deux sexes.

Le tableau 12 montre que les larves néonates avec les fémurs les plus courts seront soumises au type de développement à "mue supplémentaire", celles avec les fémurs les plus longs au type de développement "à mue absente" (ABOU-ELELA, 1969). La croissance débute donc par un décalage dimensionnel dans cet organe-référence; chez la femelle, trois modalités: le type à 8 stades larvaires ayant un retard par rapport au type à 7, lequel est en-deçà du type à 6 stades (femelles: moyenne de F: 2,20 mm, 1,98 mm et 1,74 mm pour les types à 6, 7 et 8 stades; mâles: 2,31 mm et 2,09 mm pour les types à 6 et 7 stades). Le tableau montre aussi que les moyennes de coefficients de croissance stadiale sont plus élevées chez la femelle que chez le mâle d'un même type de croissance, et plus élevées chez les individus à 6 stades larvaires que chez ceux à 7 et 8, pour les deux sexes. Ainsi, les moyennes des coefficients de croissance sont d'autant plus élevées que la longueur (F) initiale est plus faible. On remarque que le coefficient de croissance est plus élevé pour les 4 premiers stades (cf. DUARTE, 1938) et le stade supplémentaire

Stades	6 STADES LARVAIRES				7 STADES LARVAIRES				8 STADES LARVAIRES	
	Femelles		Mâles		Femelles		Mâles		Femelles	
	Moyennes de longueur de (F)	Coeff. de croissance stadiale	Moyennes de longueur de (F)	Coeff. de croissance stadiale	Moyennes de longueur de (F)	Coeff. de croissance stadiale	Moyennes de longueur de (F)	Coeff. de croissance stadiale	Moyennes de longueur de (F)	Coeff. de croissance stadiale
St. I	2,20 ± 0,008		2,31 ± 0,017		1,98 ± 0,005		2,09 ± 0,016		1,74 ± 0,008	
St. II	2,95 ± 0,009	1,340	2,90 ± 0,019	1,255	2,40 ± 0,011	1,212	2,47 ± 0,012	1,181	2,34 ± 0,007	1,344
St. III	3,95 ± 0,010	1,339	3,70 ± 0,018	1,275	3,40 ± 0,013	1,415	3,26 ± 0,025	1,319	2,66 ± 0,008	1,136
St. IV	5,10 ± 0,026	1,291	4,57 ± 0,030	1,235	4,39 ± 0,012	1,282	4,04 ± 0,027	1,239	3,83 ± 0,008	1,439
St. V	6,51 ± 0,020	1,276	5,60 ± 0,038	1,225	5,5 ± 0,015	1,252	4,94 ± 0,025	1,222	5,09 ± 0,018	1,329
St. VI ou adulte	8,41 ± 0,021	1,290	6,81 ± 0,020	1,216	7,02 ± 0,016	1,276	6,00 ± 0,017	1,214	6,51 ± 0,018	1,278
St VII ou adulte	10,49 ± 0,027	1,247	8,19 ± 0,036	1,202	9,12 ± 0,021	1,299	7,20 ± 0,029	1,200	8,10 ± 0,022	1,241
St VIII ou adulte					11,39 ± 0,030	1,248	8,61 ± 0,019	1,195	10,00 ± 0,024	1,234
Adulte									12,29 ± 0,028	1,229
Moyenne		1,297		1,234		1,283		1,224		1,278
Coeff. croissance globale $\frac{Fad.}{F1}$	4,77		3,54		5,75		4,11		7,12	

Tableau 12.- Relation croissance du fémur postérieur - nombre de stades.

a un coefficient de croissance moins élevé que les autres stades (cf. ALBRECHT, 1955).

BODENHEIMER (1929) a trouvé que l'élongation (longueur du corps) chez les Orthoptères est de 1,26 par stade, c'est-à-dire que la croissance linéaire augmente chaque fois d'un quart, en accord avec les lois de Dyar et de Przibram Il n'a pas signalé la présence de stades supplémentaires chez Schistocerca gregaria, mais remarqué "qu'une anomalie a parfois lieu aux 4e et 5e stades". ALBRECHT (1955) a donné la moyenne des coefficients stadiaux, d'après la largeur de la tête (C) chez Nomadacris femelles et mâles: entre 1,289 et 1,253 pour les femelles, et 1,262 et 1,233 pour les mâles. WIESEND (1957) a donné la moyenne de longueur de F pour 3 espèces chez les deux sexes de Gomphocerus rufus, Chorthippus parallelus et Euthystira brachyptera. Nous avons calculé la moyenne des coefficients stadiaux d'après ses données: 1,42 pour les femelles et 1,31 pour les mâles chez Gomphocerus; 1,38 et 1,28 chez Chorthippus; 1,43 et 1,33 chez Euthystira. Les trois espèces étudiées par Wiesend, sont du groupe "évolué" des Gomphocerinae, montrant 4 stades seulement.

Les valeurs moyennes que nous obtenons ici pour toutes les catégories sont assez voisines de 1,26. Les coefficients de croissance stadiale moyens, comme pour Pyrgomorpha, varient entre sexes (et types de croissance) de la même façon chez Nomadacris, Comphocerus, Chorthippus et Euthystira.

Il est plausible d'homologuer spécialement le 1er stade larvaire, les stades précédant et suivant le retournement des ptérothèques, et le stade adulte pour les deux sexes et chaque type de croissance; nous voyons que le cours normal de la croissance est bouleversé par le décalage des tailles initiales et par le nombre de stades larvaires.

Les adultes du type à 8 stades larvaires, statistiquement plus grands que ceux du type à 6 stades, proviennent par contre de néonates à fémur plus court; ainsi:

néonates $\frac{F\ 1/8}{F\ 1/7}$ femelle = 0,88; adultes $\frac{F\ ad/8}{F\ ad/7}$ femelle = 1,08

néonates $\frac{F\ 1/7}{F\ 1/6}$ femelle = 0,90; adultes $\frac{F\ ad/7}{F\ ad/6}$ femelle = 1,09

néomates $\frac{F\ 1/7}{F\ 1/6}$ mâle = 0,90; adultes $\frac{F\ ad/7}{F\ ad/6}$ mâle = 1,05

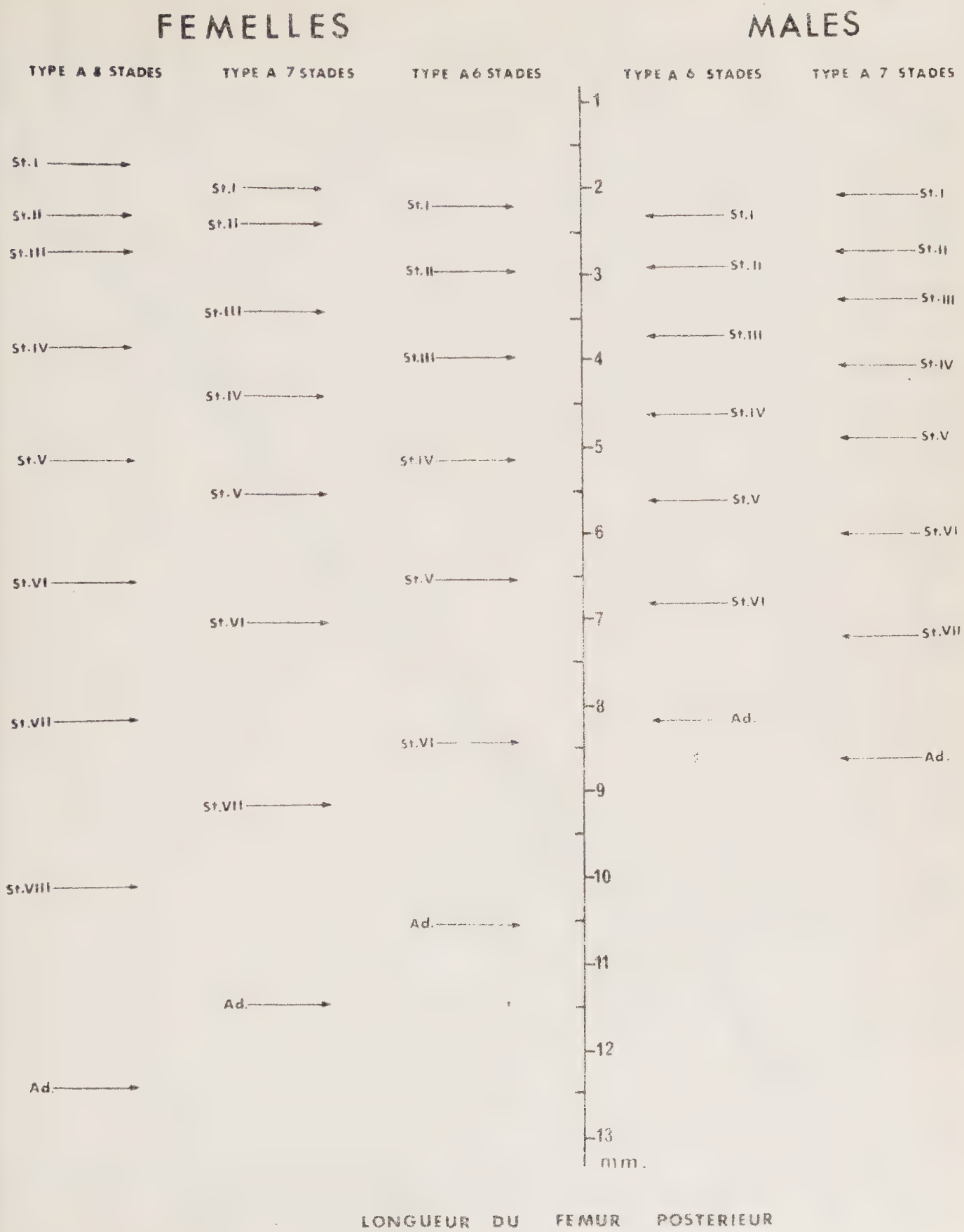


Fig. 13.- Croissance du fémur postérieur (longueur moyenne F) pour les femelles (3 types) & les mâles (2 types).

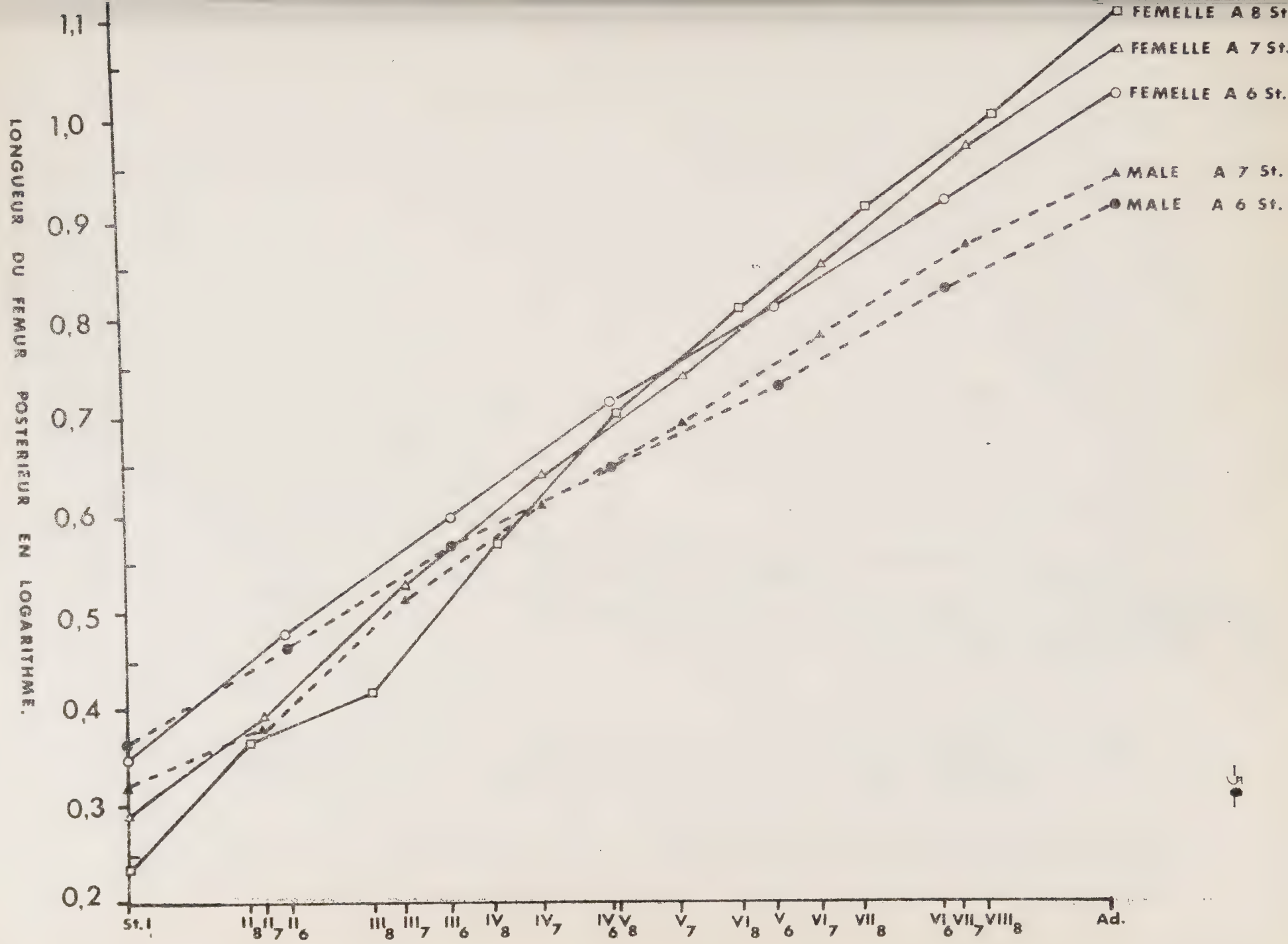


Fig. 14.- Longueur du fémur postérieur; croissance pour les 5 types.

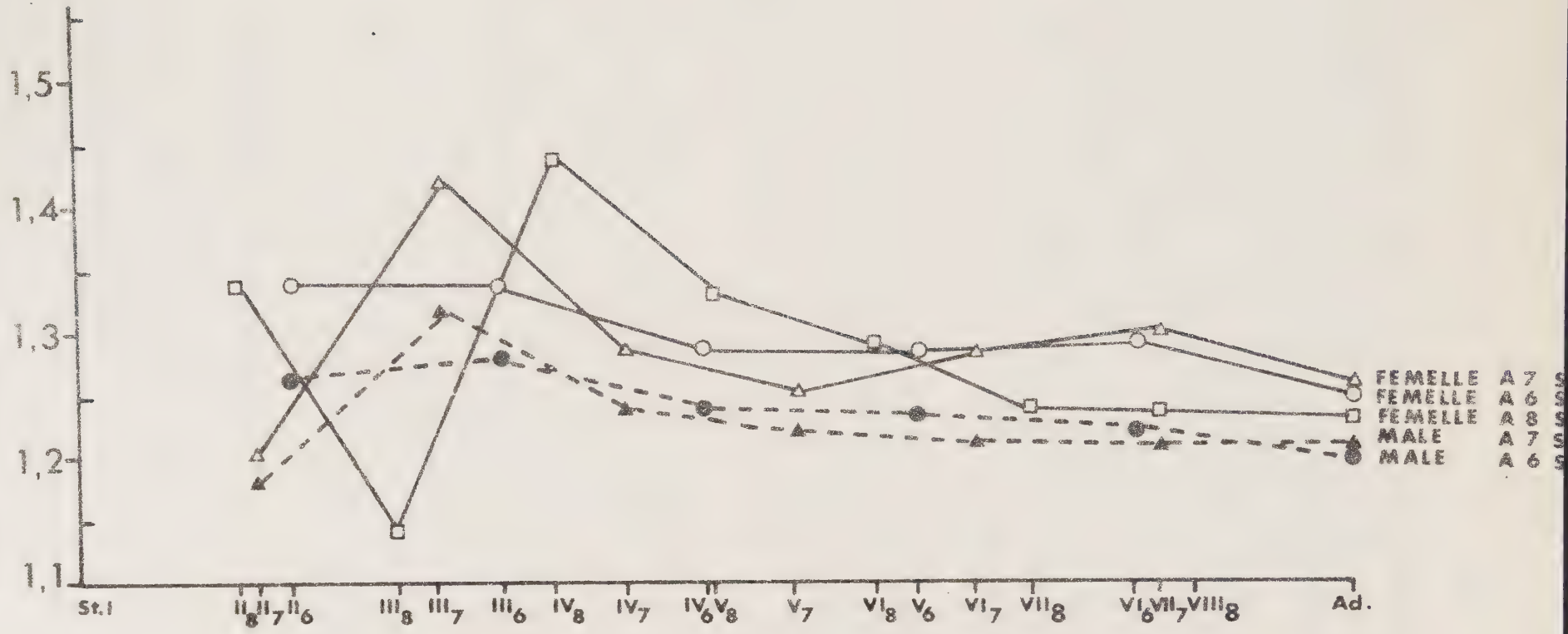


Fig. I5.- Coefficients de croissance stadiale, pour les 5 types, au cours du développement larvaire.

Alors que la moyenne des coefficients de croissance stadiale diminue dans l'ordre: femelle 6 / femelle 7 / femelle 8, l'adjonction d'une mue à chaque terme de cette série entraîne une augmentation des coefficients de croissance globale pour ce même ordre.

Cette règle se vérifie aussi dans les rapports entre les 2 types de mâles. Ainsi, les tailles relatives atteintes à la mue imaginale sont inversées par rapport à celles établies à l'éclosion; la comparaison des coefficients de croissance entre mâles et femelles pour un type de développement à même nombre de stades montre que le dimorphisme sexuel de taille est lié au coefficient élevé des femelles (F pour les mâles au 1er stade est plus grand que chez les femelles de même type de développement).

Ces comparaisons intersexes sont également vérifiables à partir des données publiées sur Gomphocerus, Chorthippus et Euthystira.

La figure 13 met en aparallèle les tailles de F, dans la suite des stades, par les 3 + 2 types de croissance: on remarque notamment le niveau différent à l'éclosion et l'inversion menant aux niveaux adultes pour cet organe.

La figure 14 représente une expression graphique comparant les 5 types de croissance; nous y avons porté les logarithmes de F en fonction des stades. La même distance, entre l'éclosion et la mue imaginale, est partagée en 6, 7 ou 8 segments pour faire coïncider les dimensions aux stades extrêmes. Entre autres remarques, on notera que la croissance majorante du fémur femelle par rapport à celui du mâle apparaît au croisement des courbes des 2 sexes, vers le premier tiers de la vie larvaire.

La figure 15 donne la suite des coefficients de croissance stadiale. La même convention que pour la figure 14 est adoptée entre les stades extrêmes.

b) Remarques sur le nombre de stades

b 1.- Relation type de croissance / taille de l'oeuf.

Les oeufs observés proviennent d'adultes élevés au laboratoire. La mesure de leur longueur est faite après 12 jours d'incubation à 34°C, l'absorption d'eau étant terminée (incubation: 18 jours), à l'aide d'un micromètre oculaire étalonné et répétée une seconde fois. Les larves sont maintenues isolées en petits récipients et la longueur de leur fémur postérieur (F) fixée pour chaque stade. Le contrôle des mues est quotidien, le décompte des stries oculaires et la conservation des exuvies en permettent la vérification.

De 522 oeufs considérés, représentant un échantillon favorable aux classes de tailles extrêmes, après une faible mortalité périnatale, 320 larves atteignent l'étape du retournement des ptérothèques, et 260 le stade adulte. L'essentiel de cette mortalité est lié aux particularités du développement de l'espèce, la diapause larvaire. Au laboratoire, en changeant les conditions climatiques pour assurer la poursuite de cette diapause, il existe une mortalité parallèle à celle des larves sur le terrain: au stade IV chez le mâle (août dans le Var) et aux stades V-VI chez la femelle (janvier-février dans le Var) (cf. § II B 2 a et b). Les conditions d'élevage, notamment alimentation et températures, ne semblent pas entraîner un état de morbidité particulier.

Les limites de longueur des oeufs de la population étudiée ici sont 3,3 et 5,0 mm; la figure 16 donne, pour des classes de taille séparées par 0,1 mm, la répartition des sexes et la mortalité en cours de développement larvaire. Les deux types de croissance mâle et les trois types de croissance femelle y sont portés.

De 3,3 à 3,7 mm, tous les oeufs donnent des femelles; de 3,8 à 4,8 mm, les deux sexes et le rapport femelles/mâles diminue; de 4,9 et 5,0 mm, les oeufs ne produisent que des mâles.

Pour les femelles, les oeufs compris entre 3,8 et 4,5 mm donnent des larves atteignant la mue imaginale par 7 stades (type "normal"); ceux de 3,8 mm et moins: larves à 8 stades (type "à stade supplémentaire"); ceux de 4,5 mm et plus: larves à 6 stades (type "à stade absent").

Les mâles issus des oeufs de 3,8 à 4,5 mm passent par 7 stades larvaires (type "normal"); ceux issus d'oeufs de 4,5 à 5,0 mm passent par 6 stades (cf. "type à stade absent" des femelles). En dehors des limites de l'échantillon considéré ici, un mâle à 8 stades larvaires (cf. "type à stade supplémentaire" des femelles) a été observé sur environ 5 000 individus, de population naturelle.

La relation entre taille de l'oeuf et nombre de stades est vérifiée en accord avec des faits établis par ALBRECHT (1955) chez Schistocerca gregaria et Nomadacris septemfasciata. La notation de mue "d'ajustement" (cf. discussion, 2-4) peut être éclairée par l'étude de l'évolution du fémur postérieur dont la validité a été établie, dans ce groupe, par JOLY (1956), pour les 2 ou 3 types de croissance: tableau 13.

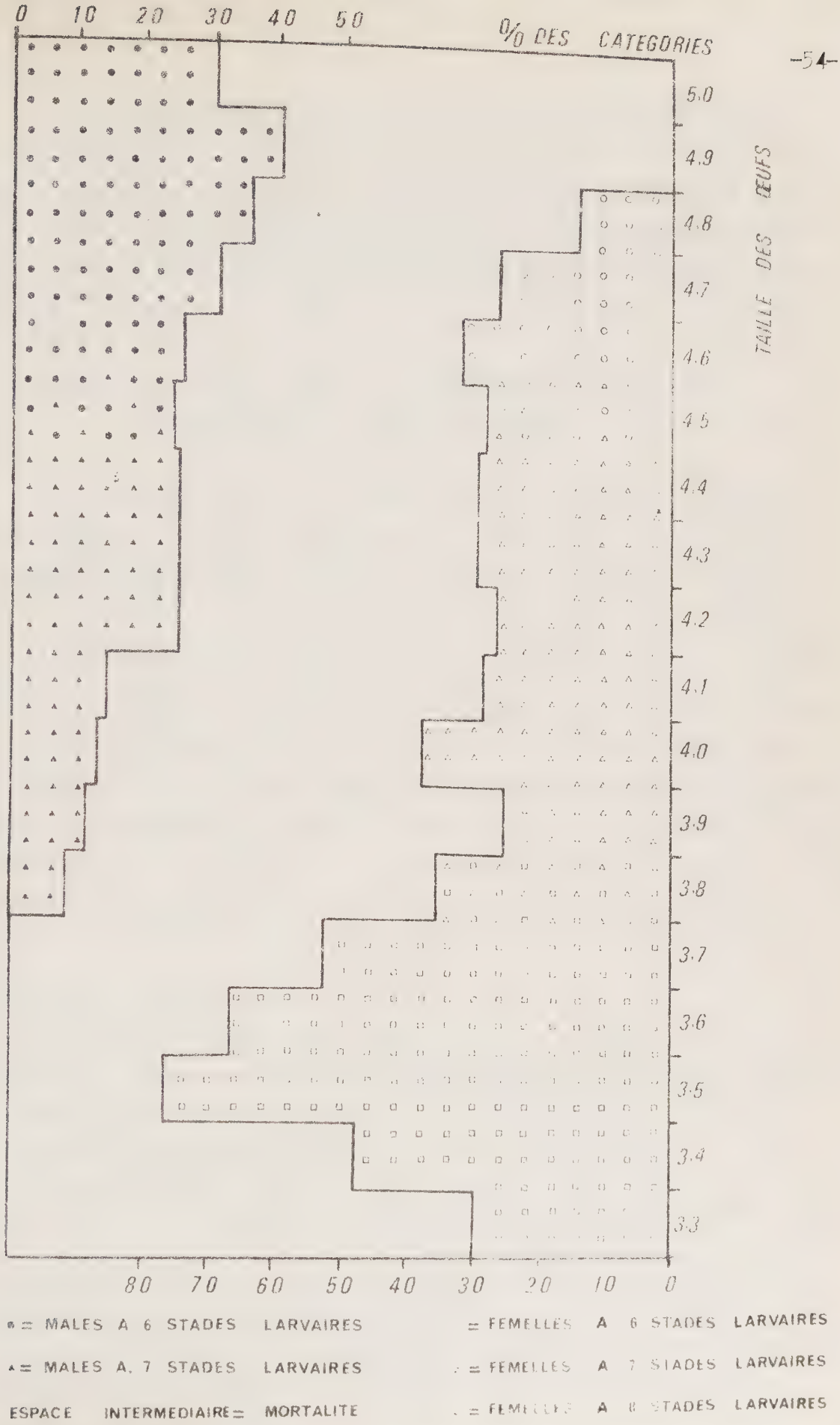


Fig. 16.- Répartition des sexes & du type de croissance en fonction de la taille des oeuf

	mâles		femelles		
	6 st. larv.	7 st. larv.	6 st. larv.	7 st. larv.	8 st. larv.
long. oeuf (mm.)	4,9I ± 0,04	4,22 ± 0,02	4,60 ± 0,04	4,I6 ± 0,02	3,58 ± 0,03
F (mm.) stade I	2,3I ± 0,02	2,09 ± 0,02	2,20 ± 0,0I	I,98 ± 0,0I	I,74 ± 0,0I
F (mm.) adulte	8,I9 ± 0,04	8,60 ± 0,02	I0,49 ± 0,03	II,39 ± 0,03	I2,39 ± 0,03
coeff.croissance F	3,54	4,II	4,77	5,75	7,I2

Tableau I3.- Taille des oeufs & du fémur postérieur des stades extrêmes selon le type de croissance.

La moyenne des tailles d'oeufs pour les 5 catégories possibles, des longueurs du fémur postérieur au Ier stade & chez l'adulte est significativement différente dans les trois comparaisons plausibles: mâle 6 st.- mâle 7 st., fem. 6 st.- fem. 7 st., fem. 7 st.- fem. 8 st. .

La relation est directe, et intersexes, entre taille de l'oeuf & longueur du fémur au Ier stade. Le coefficient de croissance linéaire de F est plus élevé avec les nombres plus élevés de stades: dans les trois comparaisons intrasexes et pour la séquence intersexes (m.6 st.-m.7 st.)-(f.6 st.-f.7 st.-f.8 st.). Ainsi, les tailles atteintes à la mue imaginale sont inversées par rapport à celles établies à l'éclosion; une comparaison des coefficients de croissance entre mâles & femelles, pour un même type de développement, montre que le dimorphisme sexuel de taille est lié au coefficient plus élevé chez les femelles que chez les mâles.

b 2.- Effet densitaire.

Le pourcentage des individus passant par l'un ou l'autre des types de croissance n'est pas constant. En comparant, à cet égard, les larves issues de trois populations parentales a, b, c représentant:

a: population naturelle des Salins (n= 4423 individus),

b: larves de parents isolés au laboratoire (n= 500),

c: " " groupés par I5 fem. & I5 mâles dans le même volume qu'en b (n= 500),

il apparaît (tableau I4) que le type à petit nombre de stades est plus fréquent pour les larves issues de parents "groupés". Inversement, la différence est faible entre descendants d'isolés au laboratoire et larves provenant de la population des Salins: les interactions doivent être faibles sur cette station.

	mâles		femelles		
	6 st. %	7 st. %	6 st. %	7 st. %	8 st. %
a: popul. des Salins	45	55 (*)	3	89	8
b: pop. isolés labo.	42	58	2	80	I8
c: pop. groupés labo.	69	3I	60	38	2

(*: possibilité de mâles à 8 stades)

Tableau I4.- Proportion des types de croissance; 3 origines parentales, souche des Salins.

Une origine génétique pour cette variation semble exclue, en raison des conditions de récolte & d'élevage; aucune mortalité différentielle ne semble devoir rendre compte des oppositions entre les deux populations larvaires expérimentales. Il apparaît, alors, que le phénomène, pressenti chez deux Cyrtacanthacrididae (MATHUR, I938; BURNETT, I95I), et analysé par ALBRECHT (I955) chez des espèces connues pour leurs réactions phasaires généralisées, pourrait encore être valable chez d'autres Acridiens: chez une Pyrgomorphidae par ailleurs non réputée sensible à la densité, et qui ne l'est effectivement pas quant à sa pigmentation.

b 3.- Relations diverses.

Chez les Insectes en général, y compris les Caelifères, une abondante littérature évoque l'effet de multiples facteurs biotiques et climatiques sur le nombre de stades; nous n'avons pas testé ces nombreux facteurs éventuels.

De ceux-ci, la photopériode -qui gouverne le développement de cette souche (III A 3 c) & dont on verra (III B 3) qu'elle joue un rôle dans la croissance d'une autre souche de l'espèce- ne peut être étudiée facilement: le développement larvaire complet exigeant l'alternance de diverses combinaisons climatiques.

c) Développement

c 1.- Aspect général

Les trois premiers stades larvaires se déroulent à toute photopériode inclue entre 12 et 16 h./24 (et peut-être au-delà). Cependant, pour tendre à se rapprocher des conditions naturelles (cf. § II B), un

traitement à la salle d'élevage, sous 16 h. d'éclairement est généralement retenu.

La suite du développement est, quantitativement, meilleure en faisant passer les larves du 4ème stade: IV/7 (= III/6 = V/8) à 12 heures, au premier jour de l'intermue; la durée de ce stade est 3 fois plus longue que celle de chacun des stades antérieurs.

Au 5ème jour du 5ème stade: V/7 (= IV/6 = VI/8), les larves doivent être transférées de la salle d'élevage chauffée, sous photopériode moyenne, à la chambre froide, sous 8 h. d'éclairage (cf. § II B) ; elles y sont maintenues de 12 à 14 semaines: la plus forte proportion d'individus capables de poursuivre le développement est rencontrée pour cette norme.

La dernière phase est réalisée par retour des larves ainsi hivernées à la salle d'élevage sous (12-) 16 heures de photopériode: la mue est réalisée après 7-8 jours de ce transfert. L'avant-dernier stade (pour chaque type de croissance: VI/7 (= V/6 = VII/8)) a la même durée que chacun des deux premiers; le dernier est plus long de 3 jours.

Conditions d'élevage et durées sont récapitulées au tableau 15.

Stades pour type intermédiaire	conditions	durées	
I	salle d'élevage 16 h.	8-13 j.	$\bar{m}$: 9 j.
II	" "	9-12	9
III	" "	12-14	13
IV	" 12 h.	25-36	30
V	(salle élev. 12h.: 5 j.) (chambre fr. 8h.: 90 j.) (salle élev. 16h.: 8 j.)	±15 semaines	
VI	salle d'élevage 16 h.	8-12 j.	9 j.
VII	" "	9-14	12

Tableau 15.- Conditions optimales d'élevage larvaire et durées des stades.

Il apparaît donc que deux stades présentent un phénomène critique; non seulement l'un, situé avant les deux derniers, exigeant une période de refroidissement, mais encore le stade précédant cette phase pressentie, et qui se signale par la durée anormalement élevée de son déroulement. Pour simplifier la référence à ces stades particuliers, on parlera ultérieurement, respectivement de l' "hibernation" et de l' "estivation",

ceci en rapport avec les moments de l'année où ils se rencontrent.

Inversement, les phases extrêmes de la croissance: 3 premiers stades: jusqu'à III/7 (ou II/6, ou IV/8), et deux derniers, ne présentent aucun phénomène particulier quant au développement dans nos conditions standards.

c 2.- Blocage du stade IV (IV/7)

De différents élevages en photopériode constante ou variable, ceux permettant d'obtenir les résultats les plus typiques correspondent à la figure 17: animaux élevés, depuis l'éclosion, en salle d'élevage (chauffage précisé (p.33) sous trois photopériodes contrastées: 8, 12 et 16 h./24; le devenir du matériel est indiqué sous la forme d'un polygone de mue (% mué aux jours chiffrés) ou du signe indiquant la mortalité.

Les deux premiers stades se déroulent sans problème aux trois photopériodes; le passage au stade IV est également normal à 12 et 16 h., mais une forte mortalité le remplace à 8 h. où 28 % seulement des larves parviennent à se développer.

Quatrième stade: le peu de larves l'ayant atteint à 8 h. sont incapables de continuer leur développement: mortalité aux 3-11 èmes jours du stade, soit disparition du dernier stade survivant 43 j. après l'éclosion.

A 12 h., ce stade IV dure anormalement longtemps: 25-36 j. avant de muer: 52 % passent effectivement au stade V, la mortalité étant, ici, plus faible que pour les passages III/IV à 8 h. et IV/V à 16 h. . A 16 h., la durée de l'intermue est plus réduite: 17-20 j. mais plus longue que pour les stades I, II, III et VI; 34 % des larves parviennent au stade V.

Des 48 % de larves qui meurent à 12 h., la plupart sont mâles: 76 % de ceux-ci disparaissent, contre 20 % des femelles. A 16 h., pour une mortalité générale de 66 %, une distinction parallèle existe: 95 % des mâles et 35 % des femelles disparaissent.

Le stade IV (type à 7 stades) n'est donc: pas viable à 8 h., associé à une mortalité importante à 16 h., ou d'une durée triple de celle des stades "normaux". Ces anomalies, dont nous trouvons l'équivalent sur le terrain, correspondent à ce que nous nommons "diapause estivale": elle correspond aux conditions pouvant régner dans les deux derniers tiers de l' "été": 22.6-22.9.

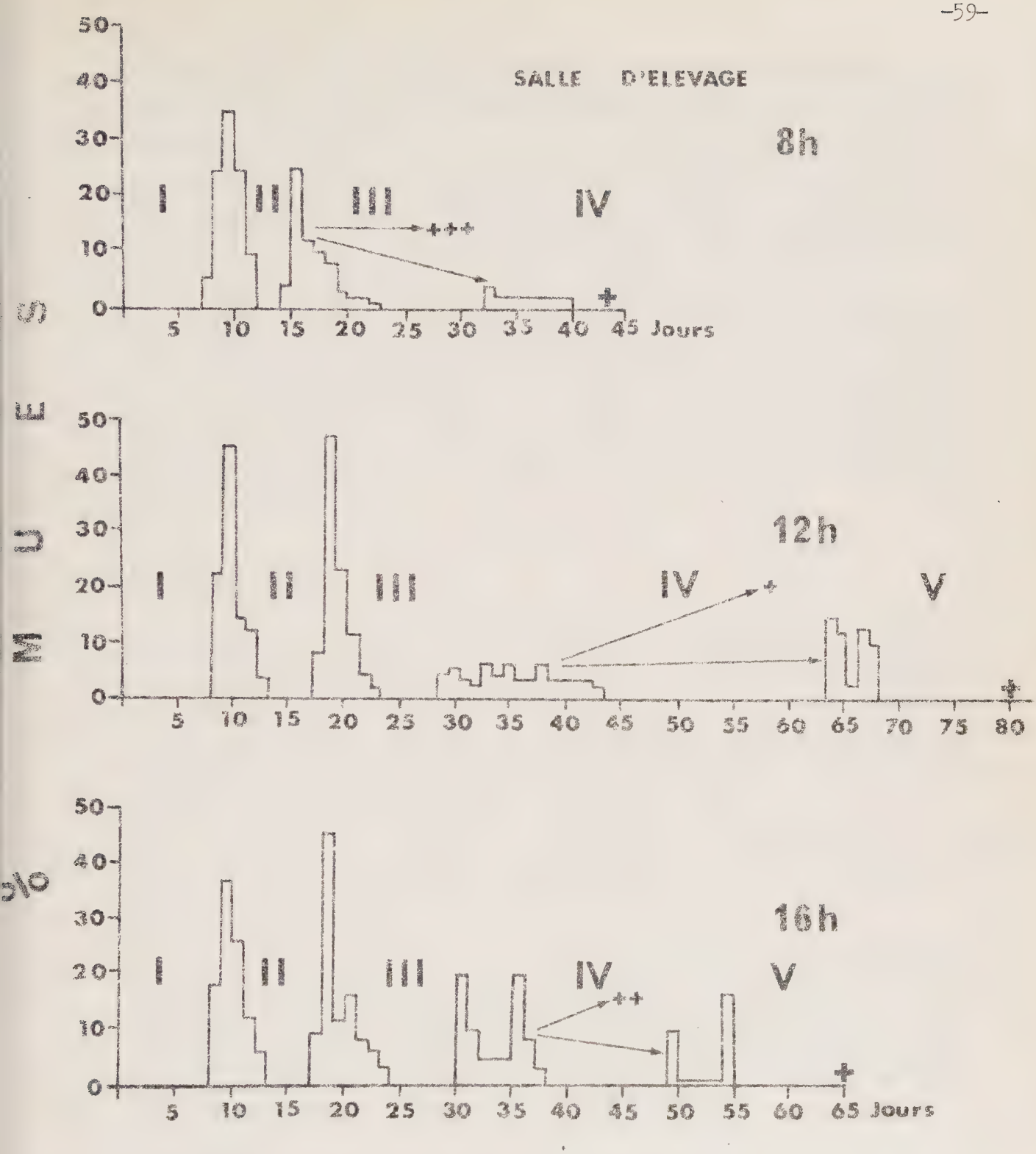


Fig. 17.- Destinée des larves: mue ou mortalité des stades I à IV (type à 7 stades); 3 photopériodes; polygones: mues quotidiennes en % du stade antérieur.

c 3.- Blocage du stade V (V/7)

Ce stade, rencontré seulement aux deux plus longues photopériodes utilisées ici (fig. 17), disparaît sans se développer, pratiquement dans les mêmes délais: après 12-17 j. à 12 h. et après 10-16 j. à 16 h. suivant la mue IV/V ; les disparitions du dernier survivant: aux 80 ème j./12 h. et 65 ème j./16 h. étant séparées seulement du fait du décalage introduit par la durée du stade IV. Ces survies réduites seront comparées à la durée (8-14, moyenne 9 j.) d'une intermue "normale".

Les mortalités sont considérées comme la manifestation d'un état physiologique inadapté aux conditions climatiques utilisées: la température de la salle d'élevage, maintenue pour démasquer les crises du développement. Par contre, ces larves du stade V, transférées à une faible température, notamment au 5 ème jour de l'intermue, sont viables; ce point sera envisagé plus loin (§ IV B 3).

B/ SOUCHE DU DELTA

Compte-tenu de la répartition géographique de P. conica, il a semblé intéressant de rechercher si une souche liée à un climat distinct de celui des côtes nord-méditerranéennes présenterait le même type de particularités de développement. J'ai pu, lors d'un court voyage en Egypte (août 1970), prospecter dans quelques stations: sur la côte Ouest d'Alexandrie, sur la côte autour de Damiette et dans l'intérieur du delta.

Une station a fourni un nombre satisfaisant d'animaux: 310 récoltés en 6 heures: Dikirnis (gouvernorat Dakahlia): 31° lat.; une souche a été formée de cette capture.

Au cours des trois dernières années, trois publications ont été données par notre Collègue Mohyee M. IBRAHIM, de la Faculté des Sciences du Caire, précisément sur P. conica, à partir de matériaux observés à Giza, près du Caire. Environ 150 km. séparent ces deux localités. Etant donné l'intérêt de ses travaux, il apparaît plausible de considérer que les données acquises dans ces deux circonstances peuvent être associées pour représenter une même réalité biologique.

1.- Adulte

a) Maturation et comportement sexuel

La maturation est atteinte en 8-15 j. à 35°C, en 20 j. à 30° constants. En cages sur le terrain, en 11-19 j. en été et 42-55 j. en hiver d'après IBRAHIM (1969 a) qui note, explicitement, l'absence de "diapause imaginale".

La copulation dure 30-75 minutes à 35°; la femelle évite le sable sec ou excessivement humide pour sa ponte. Nos observations sont voisines.

b) Longévité et fécondité

Les femelles vivent 17-64 j. (moyenne 41 j.), les mâles 18-63 (42) j. à 35°,
19-90 (49) 21-85 (52) à 30°.

En cages sur le terrain, la longévité adulte est d'environ un mois pour les "générations d'été" et 2-3 mois pour l'hiver. Le nombre moyen d'oothèques, en excluant les femelles ne pondant pas, est de 3,2; elles sont séparées par 2-9 (moyenne 4,1 jours à 35° (IBRAHIM, 1969 a). Personnellement, mon élevage groupé produit une moyenne de 2,8 oothèques, toutes femelle considérées.

2.- Oothèque et Oeufs

a) Description

La souche, étudiée par IBRAHIM (1969 b), produit des oothèques, sous densité imprécisée, mesurant 28-47 mm. (moyenne 36), avec un diamètre de 4-5 mm.; la partie spumeuse occupe 35-50 % de la longueur. Le nombre d'oeufs par oothèque varie de 17 à 64 (moyenne 37,6); peu après la ponte, leur longueur et diamètre sont 3,3 et 0,8 mm.

b) Durées d'incubation

IBRAHIM (1969 b) fournit les durées à 7 températures constantes:

25°C	28-31	$\bar{m}$: 30 j.
28	24-27	26
30	17-21	19
32	16-18	17
35	12-16	15
37	12-14	13
40	14-15	14

Nous avons utilisé spécialement 37° et confirmons la durée 13,4 j. de Ibrahim par des éclosions aux 13 et 14 èmes jours. Ainsi, les deux souches ont des vitesses de développement différentes (souche de Provence: 16-18 j.); à 19°, le contraste est fort: 50-75 j. ici (Provence: 113-160 j.).

3.- Larves

a) L'identification des stades que nous avons faite a utilisé les critères décrits plus haut: stries oculaires, genitalia femelles et ptérothèques.

b 1) Remarques sur le nombre de stades

La plupart des larves passent par 5 stades; cependant, le matériel d'hiver, dans une proportion atteignant 60 %, passe par 6 stades (IBRAHIM, 1969 b).

Le matériel capturé le 29.8.70 à Dikirnis comprenait, pour 310 individus: 0,4 % de stades III, 2 % de stades IV, 15 % de stades V, 24,6 % de stades VI, 2 % de stades VII et 56 % d'adultes. La répartition peut suggérer soit deux modes ayant signification de deux "vagues" (générations): mais l'intervalle de temps serait bien court, soit des durées de développement plus longues aux stades V et VI qu'au VII ème.

Cependant, en tenant compte des différences de croissance signalées plus haut pour la souche provençale et ci-dessus par Ibrahim on peut, plutôt, penser que les individus du stade VII représentent le dernier stade d'un type de croissance minoritaire.

Ce même matériel, observé directement pour les adultes, étudié par ses caractères morphologiques pour les stades VI et VII, et observé ultérieurement après élevage en isolement des stades III-V (salle d'élevage et photopériode décroissante de 3 min. quotidiennes depuis 13 h. 30), donne le résultat suivant représenté dans le tableau 16: presque la moitié de l'effectif est passé par 5 stades chez les mâles (rappel: ce type de croissance n'existe pas pour "Salins"); ce type de croissance est représenté par 13 % des femelles (aucune aux "Salins") et le type majoritaire ne contient que 56 % de l'effectif (contre 89 %). A peu de choses près, on peut dire que le métariel du Delta possède un stade de croissance de moins que celui de Provence.

b 2) Effet densitaire

Parallèlement à l'observation faite sur les "Salins" pour le nombre de stades des larves de deux origines densitaires, ici, la souche provenant de "Dikirnis" maintenue soit en isolement, soit en groupement, produit des oeufs dont la descendance élevée à 14 h. est figurée au tableau 16:

a: population naturelle de Dikernis (n= 300),

b: parents isolés (couples) au laboratoire (n= 300),

c: parents par 20 mâles et 20 femelles dans le même volume qu'en b (n= 300).

	Mâles			Femelles			
	5 st. larv. (%)	6 st. larv. (%)	7 st. larv. (%)	5 st. larv. (%)	6 st. larv. (%)	7 st. larv. (%)	8 st. larv. (%)
a: popul.de Dikernis	48	50	2	13	29	56	2
b: popul.labo. isolés	42	54	4	9	30	61	
c: popul.labo. groupés	97	3		92	8		

Tableau 16.- Proportion des types de croissance; 3 origines parentales souche du Delta.

Les relations entre descendants des deux densités parentales sont de même nature que celles signalées pour les "Salins"; la population naturelle se rapproche, également, davantage de la population fille d'isolés: le décalage est plus grand, ici, entre les populations a et c, atteignant 2 stades chez les femelles.

b 3) Effet photopériodique

Il est, avec cette souche, possible d'obtenir un développement larvaire complet, sans mortalité appréciable, avec la discontinuité éventuelle notée au § suivant, sans modification de photopériode (entre 8 et 16 h. en tout cas).

Nous avons vu qu'un élevage de descendants de groupés donnait une très forte majorité de larves à 5 stades, pour les 2 sexes, à 14 h..

L'observation à plus courte photopériode est d'autant plus plausible que 14 h. est près de la photopériode maximale dans le Delta. Des descendants de groupés à 14 h., élevés à différentes photopériodes, donnent des proportions des deux types (pas de croissance par 7 ni 8 stades) selon le tableau 17.

		photopériode d'élevage larvaire	pour les deux sexes 5 st. larv. (%)	6 st. larv. (%)
popul. labo. groupés	d1	8 h./24	47	53
"	d2	10	62	38
"	d3	12	70	30
"	d4	14	94	6
"	d5	16	95	5

Tableau 17.- Proportion des types de croissance; 5 photopériodes (parents groupés 14 h.; larves groupées).

Ainsi, on ne retrouve les pourcentages du tableau 16 que pour les longues photopériodes (comme les populations b et c étaient, elles-mêmes à 14 h.), ce qui avait été le cas du déroulement naturel de la population capturée: a. Par contre, dans des conditions tenant aux photopériodes hivernales: 10-8 h./24, la proportion du type à stades plus nombreux (6), augmente. On peut voir dans la photopériode le facteur responsable des différences reconnues par Ibrahim entre population d'été et d'hiver.

c) Développement

L'élevage des larves dont il vient d'être question a été pratiqué en salle d'élevage et essentiellement à 8, 10, 12 et 14 h.. A 14 h., aucune interruption n'est observée pour 94 % des larves et la durée moyenne des stades est, uniformément de 6 jours, sauf pour le dernier: 8 j. . Le développement larvaire est, ainsi, bien plus rapide que pour la souche provençale, pour trois raisons: chaque intermue est plus courte, il existe un stade de moins, aucun arrêt de développement n'est enregistré.

Par contre, à 8 h., 95 % des larves, qui demandent la même durée pour franchir les stades, sont bloquées à l'un d'entre-eux: au 4ème (ou au 5ème) selon leur type individuel de développement, ce stade étant toujours l'avant-dernier. A 10 et 12 h., les valeurs sont intermédiaires entre les précédentes: tableau 18.

		photopériode d'élevage larvaire	pour les deux sexes: blocage av.dernier st.
popul. labo. groupés	d1	8 h./24	95 %
"	d2	10	87
"	d3	12	59
"	d4	14	7

Tableau 18.- Proportion des larves bloquées; 4 photopériodes (parents groupés 14 h., larves groupées).

Les larves "bloquées" en courte photopériode ne peuvent pas reprendre leur développement: elles meurent du 20ème au 45ème jour; cependant, transférées à 14 h., vers le 12ème jour (durée double d'une intermue normale), elles muent dans le dernier stade, après 8-11 jours.

Le seul stade présentant une anomalie est celui-ci; rien de comparable au"blocage du stade IV" de la souche "Salins" :un tel blocage devrait se présenter au stade III, en majorité, sous longue photopériode & n'est pas observé.

Les éléments concernant le développement, donnés ici comme manifestations immédiates du déroulement des élevages, seront repris dans le § IV: "Diapause", y compris les comparaisons suggérées entre les deux blocages et entre les deux souches.

La discussion suivante est, ainsi, limitée aux phénomènes de croissance.

C/ DISCUSSION : LE (S) STADE(S) SUPPLEMENTAIRE(S)

1.- On constate, sur les graphiques représentant le logarithme de la taille de F (fig. 14) et la relation de croissance entre deux stades consécutifs (fig. 15) pour ce caractère dans la souche provençale, que des points représentatifs sont nettement en dehors de l'alignement propre au type figuré : un point, traduisant une taille "anormalement" faible pour mâle 7, femelle 7, femelle 8.

Un stade particulièrement distingué de la sorte a donc été précédé par une activité de croissance anormalement faible. Une interprétation possible est que ce stade à faible activité est "supplémentaire", en accord avec l'idée exposée par ALBRECHT (1955). La faible dimension de F/II/7 mâle et femelle serait liée à un stade I supplémentaire, celle de F/III/8 femelle serait liée à un stade II supplémentaire. Cette conception amène alors à voir, dans le 1er stade larvaire du type à 7, la manifestation d'un cycle d'intermue qui aurait comme correspondant une phase prénatale dans le type à 6 stades. De même, le stade II/8 (homologable au I/7) serait alors précédé d'un "nouveau stade supplémentaire", éventuellement justifiable par le raisonnement précédent.

Une telle interprétation, étendue de celle d'ALBRECHT, entraînant à voir -au début même de la vie larvaire- une adjonction de stade (s) remarquablement précoce (s) par rapport aux cas Nomadacris et Schistocerca, n'est pas à repousser dans la mesure où l'on peut considérer qu'il peut exister une variabilité dans la relation unissant le phénomène d'éclosion (définissant le stade I) et le niveau morphogénétique alors atteint: l'état de croissance ainsi temporairement stabilisé peut être différent.

2.- Si, par contre, nous cherchons sur une base morphologique à apprécier le degré de ressemblance entre divers organes (genitalia, ptérothèques, etc.) des 2 ou 3 types, c'est-à-dire si par "homologation" ou non homologation nous voulons déceler le (s) stade (s) supplémentaire (s), le résultat est bien distinct.

Le repérage "du" stade supplémentaire peut être envisagé, par l'étude de l'évolution des genitalia et ptérothèques, selon deux méthodes: la première consiste à considérer le type à 7 stades larvaires (intermédiaire) comme référence, le type à 8 stades comme à "stade supplémentaire" et le type à 6 stades comme le type "à stade absent". Dans ce cas "le" stade supplémentaire apparaît par la comparaison des stades III/7 et IV/8 qui les montre morphologiquement homologables, notamment par l'apex

des valves ventrales à la limite du 8e sternite et par la similarité des ébauches alaires; II/7 et II/8 sont plus ou moins homologables, alors III/8 serait le stade supplémentaire. Mais il est possible de noter que I/7 et I/8 sont homologables et II/7 et III/8 également: alors II/8 est le stade supplémentaire.

La deuxième méthode est une comparaison du type 7 par rapport au type 6 et, d'autre part du type 8 par rapport au type 7. De cette façon, on peut indiquer que les stades I/7 et II/8 sont les stades supplémentaires respectifs.

La position du stade supplémentaire à n-1 chez Schistocerca (ROONWAL, 1946) ou à n-2 chez Nomadacris (ALBRECHT, 1955) ne correspond pas à une règle applicable ici, et le nombre de stades: 5 et 6, 6 et 7 dans ces deux cas les éloigne de celui de Pyrgomorpha: 6, 7 et 8.

La morphologie montre que le stade supplémentaire (stade I/7 et II/8 n'est pas seulement un "duplicata" anatomique de stade précédent (ROONWAL, 1947) mais plutôt un stade anatomique intercalaire (BURNETT, 1951).

L'homologation morphologique entre stades de différentes modalités de croissance ne mène pas à l'une des deux situations: absolue ou nulle; il apparaît plutôt que l'homologation est plus ou moins bonne, et son degré de validité pourrait être précisé par des mesures des organes sur lesquels porte l'appréciation; mais ces étapes de croissance sont les états, fixés pour l'intermue, d'autant de morphogenèses distinctes.

3.- Il est possible d'envisager que l'expression linéaire de la croissance (ici: F, considéré comme isométrique) d'une part, et l'ensemble des morphogenèses traduites par des surfaces qualitativement distinctes pour chaque stade d'autre part, traduisent l'indépendance relative entre les aspects, croissance et développement larvaires. En d'autres termes, les étapes de la réalisation du fémur postérieur, des ailes, des valves de l'oviscape, peuvent se succéder de façon particulière pour chacun de ces organes; du fait de discrètes disharmonies de croissance, l'utilisation de critères distincts peut mener à des appréciations différentes pour une localisation de la "mue supplémentaire".

L'imprécision dans la notion des différences interstadiales pour ces morphogenèses est grande, d'autant plus que le nombre des stades est, sur ce matériel, élevé pour le groupe : ainsi, les 4 stades des Gomphocerinae devraient permettre de mieux caractériser ces étapes. De même, deux organes-repère intéressants pour le classement des stades : oeil et

antenne, ne sont pas utilisables ici: d'éventuelles différences dans la largeur des stries oculaires sont peu accessibles, et la période présomptive de manifestation de stade (s) supplémentaire (s) correspond à une phase de constance du nombre d'articles antennaires.

Une étude quantitative de la forme pour un ensemble d'organes n'a pas été entreprise ici, bien qu'elle permettrait d'établir la relation entre les évolutions d'ébauches corrélées ou non, et une localisation, si celle-ci est possible, des stades supplémentaires.

4.- Dans la population naturelle d'août de la souche deltaïque, la femelle s'accroît par 5, 6, 7 ou 8 stades, le mâle par 5, 6 et 7. Dans ce cas à quatre types de croissance femelles & 3 mâles, la localisation des stades supplémentaires y est plus difficile.

De l'interprétation de Albrecht, la transposition possible ici consiste à considérer le type à 6 comme avec un stade supplémentaire, celui à 7 comme ayant deux stades supplémentaires, la femelle à 8 stades comme en ayant trois: par comparaison avec le type à nombre minimum, 5, d'intermues.

Notre interprétation serait plutôt que le type à 6 stades est le normal, dans les deux sexes; pour les deux sexes encore, les types à 5 et à 7 sont, respectivement, "à stade absent" et "à stade supplémentaire"; les 2 % de femelles qui, dans la nature, en été, passent par 8 stades, doivent bien être prises avec deux stades supplémentaires. La référence au type à 6 stades comme "normal" résulte, encore, du fait que c'est la modalité de croissance la plus fréquemment rencontrée, pour l'ensemble des combinaisons.

Ce Pyrgomorphe, qui montre de telles variations dans le caractère discuté ici, en tout cas relativement aux autres Acridiens, Oedipodinae en particulier, peut donc se manifester (femelles, Dikirnis) par quatre types de croissance, pour un nombre moyen de 6 stades. Nous avons vu que les deux sexes, dans cette souche, donnaient 92-97 % de l'effectif passant par une seule modalité (5 stades) de croissance; il n'est pas interdit de penser que l'accumulation des facteurs de diminution du nombre d'intermues: longue photopériode, groupement (et peut-être d'autres), pourrait entraîner une fraction de la population à ne montrer que quatre stades.

5.- La souche permettant de disposer d'élevages à photopériodes constantes, montre bien l'effet de celles-ci sur le nombre des stades. Le sens de cet effet n'est, cependant, pas le même pour différentes espèces et pourrait avoir une signification adaptative: ainsi, Acrotylus (VERDIER, comm. pers),

contrairement à Pyrgomorpha, montre des stades supplémentaires aux longues photopériodes. Le fait qu'une relation existe entre fortes proportions de blocages de développement (tableau 16) et augmentation du nombre de stades (tableau 17), sous l'influence du "signe" hivernal qu'est l'éclairement, permettrait de soutenir cette idée.

La comparaison des deux souches suggère une autre relation: celle existant entre une réduction du nombre de stades (pour des conditions de type isolement) et la vitesse de développement des intermues; une conséquence de cette liaison est, par ailleurs, que les deux phénomènes concourent à assurer -dans les mêmes conditions thermiques et trophiques du laboratoire- à la souche égyptienne un dynamisme plus grand qu'à la souche provençale.

La forte densité, qui semble réduire la variabilité de divers caractères chez les Acridiens, qui abaisse en tout cas leur dimorphisme sexuel de taille, amène ici, une répartition quasi-uniforme des sexes dans les catégories de croissance, quelles que soient celles-ci: les 2/3 à 6 stades, 1/3 à 7 stades ("Salins") ou la quasi-totalité à 5 stades ("Dikirnis"). A partir des données disponibles (tableaux 14 et 16), on notera encore que ces souches se distinguent par le contraste entre les types sexuels de croissance: la souche provençale montrant (isolement), une moyenne voisine de 1/2 stade de plus chez les femelles, l'égyptienne une moyenne d'environ un stade.

IV.- D I A P A U S E S

A/ " DIAPAUSE ESTIVALE "

1.- Manifestation

a) Sur le terrain

Nous avons vu (§ II B 1) que la succession des stades est ralentie en août et septembre, le stade V n'apparaissant pas massivement avant la fin de ce mois. Dans cette période se situe le maximum thermique et le début de son inflexion: les moyennes sous abri passent de 23 à 19°.

Deux périodes de l'année sont, par contre, caractérisées par un développement larvaire rapide: juillet avec les stades II et III et avril avec les stades VI et VII (VIII). Juillet a une moyenne thermique passant de 20 à 22°, avril de 11 à 14°. Il est clair que le blocage du stade IV n'est pas dû à un faible niveau thermique; certainement, la flore n'est pas au maximum de son exhubérence, mais d'autres Acridiens sont actifs en août--septembre (cf. sept.: tableau 5; juillet: tabl.4; avril: tabl. 3).

b) Au laboratoire

Les conditions d'élevage, constantes et favorables à un déroulement "normal" des principaux stades (en 9 jours), se sont montrées (§ III A 3 c2) incapables d'assurer la persistance du stade IV à 8 h. et une évolution de ce stade en moins de 17-20 j. à 16 h. ou 25-36 J. à 12 h., cette évolution étant accompagnée d'une forte mortalité.

Ce comportement singulier, lié aux jours longs en début de décroissance et aux plus fortes températures de l'année, résistant à diverses conditions standard d'élevage, nous semble pouvoir être pris comme diapause. Sa durée est certainement faible en regard du phénomène de l'hibernation.

Une vérification s'impose, quoi qu'il en soit, des aptitudes au développement d'un matériel provenant du terrain, dans des conditions contrôlées.

2.- Sortie de diapause

Le fait que cette diapause se termine sur le terrain sans froid excessif nous a engagés à ne pas refroidir artificiellement ces larves. Par contre le signal photopériodique a été envisagé (y compris sous forme de jours décroissants dont il n'est pas fait état ici).

Les larves récoltées dans cette période sont réparties en trois lots élevés en salle d'élevage à 8, 12 ou 16 h. . Un bilan des mues et de la mortalité est fait de 10 en 10 jours: tableaux 19 à 27.

A titre d'exemple, nous pouvons envisager les données de la photopériode intermédiaire sous laquelle les mues sont favorisées, ce qui correspond à une démonstration minimale de cette"diapause" du stade IV; mais, des 3 éclairements, 12 h. est plus proche que les deux autres photopériodes conventionnelles de la situation réelle (22 septembre: équinoxe + "crépuscule").

- Le matériel récolté dans la première décade d'août est en majorité au stade III et a commencé à muer dans le 4 ème. Dans les 10 jours d'élevage consécutifs, la majorité est dans ce stade IV: délai classique pour une intermue. Il faut un délai de 40 jours pour que la majorité résiduelle se trouve au stade V. La mortalité est élevée et la survie des stades V (et VI) très limitée: tableau 22 (cf. élevage depuis l'éclosion: fig. 17).
- les larves de la première semaine de septembre, en majorité du stade IV, passent au 5 ème environ après 20 j. d'élevage: tableau 23. La viabilité est plus élevée que pour la récolte précédente mais ces larves ont deux destinées contradictoires: une faible minorité poursuit son développement et peut parvenir à l'état adulte, la majorité se trouvant en condition thermique défavorable à la diapause hivernale meurt.
- La récolte de fin septembre ne contient plus qu'un tiers de stades IV.

L'élevage montre que cette fraction disparaît en passant au stade V en moins de 10 j.. Ici, comme pour le matériel récolté 24 jours plus tôt, la viabilité est bonne: maintien quasi-complet de l'effectif en 40 jours, avec diapause hivernale dont s'échappent quelques larves qui peuvent atteindre l'état adulte: tableau 24.

L'ensemble des trois conditions photopériodiques est présenté sous la forme des situations fixées à 30 jours d'élevage: figure 18. Ce délai est retenu comme devant permettre au stade III capturé de muer et au stade IV de se dérouler si l'intermue était de durée normale: une forte marge de sécurité est incluse dans ces 30 jours.

9-
13.8

S A L L E D' E L E V A G E 8 h.

	J 0	+10	+20	+30	+40	+50
st. I	0	0	0	0	0	0
st. II	5	2	0	0	0	0
st. III	20	19	4	0	0	0
st. IV	10	10	20	16	5	0
st. V	0	0	1	4	2	0
st. VI	0	0	0	0	0	0
nb. total	35	31	25	20	7	0

2-
6.9

S A L L E D' E L E V A G E 8 h.

	J 0	+10	+20	+30	+40	+50	+60	+70	+80	+90	+100	+110	+120
st. II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. III	11	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. IV	31	17	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. V	3	15	24	26	20	16	11	8	4	2	1	0	0
st. VI	0	0	0	0	3	7	10	11	10	7	3	1	0
st. VII	0	0	0	0	0	0	1	1	4	2	1	1	0
st. VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
adultes	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	3	2	0
nb. total	45	34	28	26	23	23	22	20	19	15	8	4	0

26-
30.9

S A L L E D' E L E V A G E 8 h.

	J 0	+10	+20	+30	+40	+50	+60	+70	+80	+90	+100	+110	+120	+130	+140
st. III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. IV	10	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. V	25	27	23	15	8	6	5	3	1	0	0	0	0	0	0
st. VI	10	14	17	18	20	18	14	9	4	3	2	0	0	0	0
st. VII	0	0	0	5	4	3	5	6	4	3	2	2	0	0	0
st. VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
adultes	0	0	0	0	0	3	4	4	2	2	2	1	2	1	0
nb. total	45	43	41	38	32	30	28	22	12	8	6	3	2	1	0

Tableaux 19, 20 & 21.- Destinée des larves d'août et septembre: salle d'élevage; courte photopériode; expression en nombres absolus; 2 sexes groupés.

9-
13.8

S A L L E D' E L E V A G E 12 h.

	J 0	+10	+20	+30	+40	+50	+60
st. I	0	0	0	0	0	0	0
st. II	4	0	0	0	0	0	0
st. III	20	10	2	0	0	0	0
st. IV	10	21	22	20	12	2	0
st. V	0	0	5	7	9	15	0
st. VI	0	0	0	0	0	3	0
st. VII	0	0	0	0	0	0	0
nb. total	34	31	29	27	21	20	0

2-
6.9

S A L L E D' E L E V A G E 12 h.

	J 0	+10	+20	+30	+40	+50	+60	+70	+80	+90	+100	+110
st. II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. III	9	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. IV	27	30	15	5	0	0	0	0	0	0	0	0
st. V	6	10	21	31	33	32	22	17	10	3	0	0
st. VI	0	0	0	0	3	3	11	8	7	6	4	0
st. VII	0	0	0	0	0	0	1	4	3	1	0	0
st. VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
adultes	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	0
nb. total	42	42	36	36	36	35	34	29	21	12	6	0

26-
30.9

S A L L E D' E L E V A G E 12 h.

	J 0	+10	+20	+30	+40	+50	+60	+70	+80	+90	+100	+110	+120	+130	+140
st. III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. IV	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. V	25	30	30	28	16	13	8	5	2	2	0	0	0		
st. VI	4	14	14	12	12	12	14	14	8	5	4	0	0		
st. VII	0	0	0	2	6	6	5	5	2	2	2	2	0		
st. VIII	0	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0		
adultes	0	0	0	0	0	1	2	1	1	2	2	0	0		
nb. total	44	44	44	42	35	33	30	26	15	12	9	3	0		

Tableaux 22, 23 & 24.- Destinée des larves d'août et septembre: salle d'élevage; photopériode intermédiaire; expression en nombre absolus; 2 sexes groupés.

9-
13.8

S A L L E D' E L E V A G E 16 h.

	J 0	+10	+20	+30	++40	+50
st. I	0	0	0	0	0	0
st. II	5	0	0	0	0	0
st. III	21	14	0	0	0	0
st. IV	10	13	20	13	6	0
st. V	0	0	2	2	3	0
st. VI	0	0	0	0	0	0
nb. total	36	27	22	15	9	0

2-
6.9

S A L L E D' E L E V A G E 16 h.

	J 0	+10	+20	+30	+40	+50	+60	+70	+80	+90
st. II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. III	11	3	0	0	0	0	0	0	0	0
st. IV	31	32	6	4	3	0	0	0	0	0
st. V	3	7	23	20	20	21	19	12	4	0
st. VI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
nb. total	45	42	29	24	23	21	19	12	4	0

26-
30.9

S A L L E D' E L E V A G E 16 h.

	J 0	+10	+20	+30	+40	+50	+60	+70	+80	+90	+100	+110	+120
st. III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. IV	15	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. V	25	29	27	25	14	8	4	2	1	1	0	0	0
st. VI	3	10	13	9	9	12	12	6	5	2	1	1	0
st. VII	0	0	0	3	7	4	2	4	2	0	1	0	0
st. VIII	0	0	0	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0
adultes	0	0	0	0	3	7	11	4	2	1	0	0	0
nb. total	43	40	40	37	34	33	30	18	10	4	2	1	0

Tableaux 25, 26 & 27.- Destinée des larves d'août et septembre: salle d'élevage; longue photopériode; expression en nombres absolus; 2 sexes groupés.

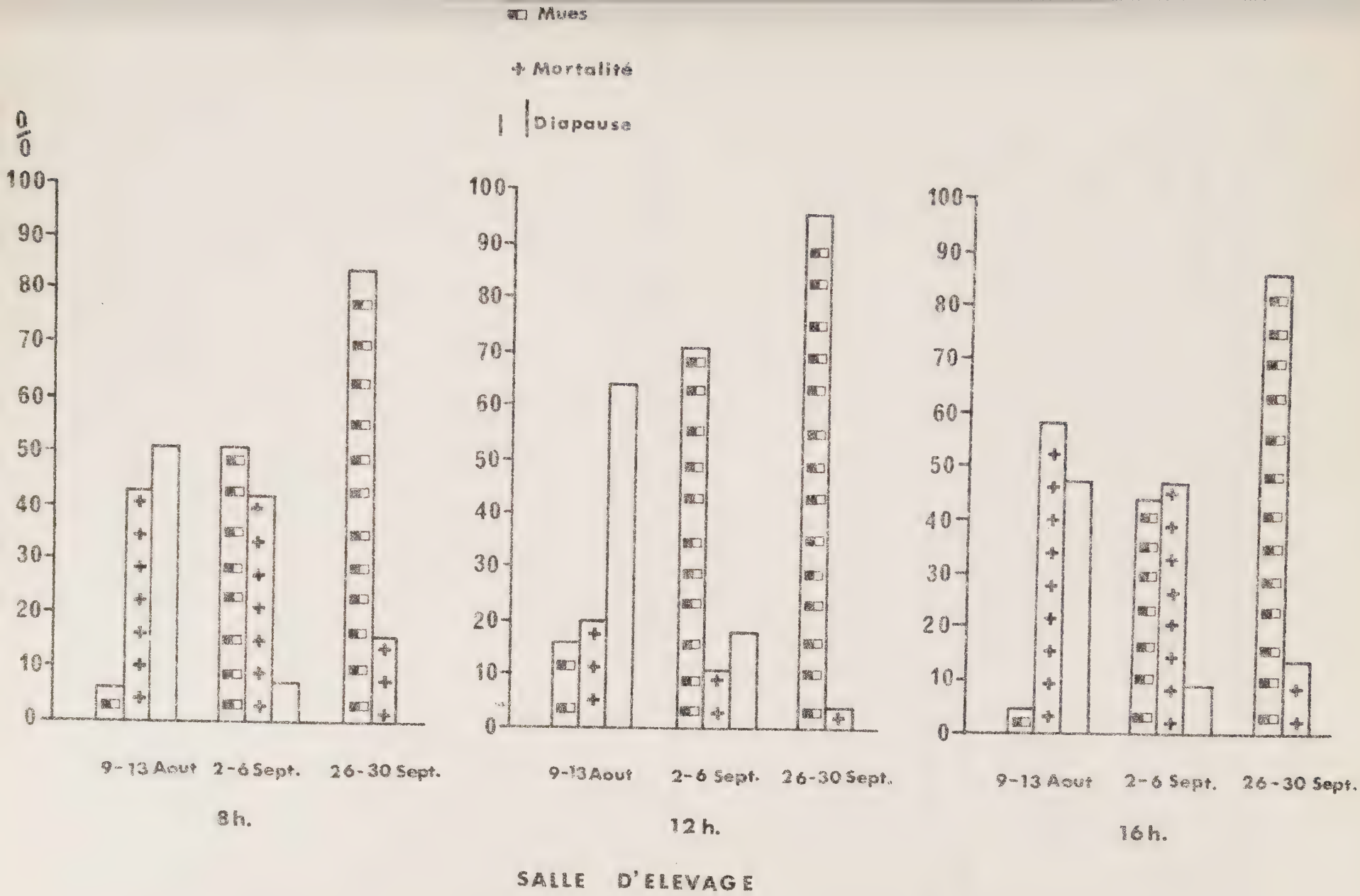


Fig. 18.- Destinée des larves (mue, mort ou maintien en diapause) chauffées 30 jours sous 3 photopériodes; récoltes en fin d'été; % pour le stade IV.

- début août: selon les photopériodes, seulement 6, 16 et 5 % des larves du stade IV sont capables de passer au stade V en 30 jours, c'est-à-dire en 3 fois plus de temps qu'il serait nécessaire pour un stade "normal" pour muer; la mortalité atteint 40 % en moyenne. Tout le reste: la moitié des larves reste en diapause.
- début septembre: 51, 71 et 44 % du matériel, de la courte à la longue photopériode, muent; la mortalité est encore élevée: 33 %. Seuls 10 % des larves restent au stade IV dans ces 30 jours.
- fin septembre: le tiers de l'effectif larvaire seulement est concerné: stade IV; 90 % muent, 10 % meurent et aucune larve ne reste à ce stade.

Pour les trois dates de récolte, les mues sont favorisées à 12 h. et les photopériodes extrêmes ne se distinguent pas entre-elles; la mortalité est plus faible à 12 h. .

Cette question n'a pas été approfondie plus avant, la diapause hivernale ayant une signification plus nette.

B/ DIAPAUSE HIVERNALE

1.- Caractère facultatif

Les récoltes d'automne ont montré l'existence de larves du stade VI: 2 % fin septembre, 34 % fin octobre, 32 fin novembre; cette fraction de la population diminue régulièrement: (30 % fin décembre), 20 % fin janvier, 17 % fin février; vers la fin mars, une reprise des développements ne permet plus de tenir compte de cet élément. Ce stade VI peut contenir deux composantes: un stade homologable physiologiquement au stade V en diapause: pour les croissances à 8 stades (et certaines à 7 stades) larvaires, et des larves qui auraient pu échapper au déterminisme de cette diapause hivernale. Cette vue peut être présentée en considérant que la mortalité hivernale dans ce stade éliminerait cette dernière composante, inadaptée.

Nous avons vu (tableaux 20, 21, 23, 24 et 27) que le chauffage au laboratoire de populations larvaires obtenues vers le 4 et vers le 28 septembre pouvait donner lieu à un développement d'une " 2 ème génération partielle": des larves ayant effectué leur diapause estivale passent rapidement par les stades ultérieurs et peuvent donner des adultes.

- Les récoltes des 9-13 août ont passé presque intégralement leur diapause estivale au laboratoire, la mortalité ne permettait pas de poser la question de la diapause hivernale.
- Les récoltes des 2-6 septembre ont passé la première partie de leur diapause estivale sur le terrain et la suite au laboratoire. A 16 h., les larves ne subsistaient pas au-delà du stade V: 23 sur 45 et, ceci, dans un délai relativement court: moins de 90 jours.

Par contre, à 12 h., photopériode testée la plus voisine de celle normale pour ce matériel, les 3/4 de l'effectif atteignent bien le stade V, 1/3 : 1/10ème atteignent les stades VI et VII respectivement, et, sur un nombre de 42 larves au départ, 2 deviennent adultes (sur 12 survivants) vers le 90 ème jour.

A 8 h., photopériode voisine de celle atteinte vers ces délais, plus de la moitié des larves atteint le 5 ème stade, 1/4 et 1/10ème parviennent aux stades VI et VII; sur 45 larves au départ, 4 des 15 survivants sont adultes vers le 90 ème jour.

- Les récoltes des 26-30 septembre ont effectué leur diapause estivale presque complètement sur le terrain. Ici, 16 h. se montre une photopériode moins défavorable pour la suite du développement: presque les 2/3 des larves parviennent au stade V, un peu plus du 1/4 et 1/5 ème atteignent respectivement les stades VI et VII-VIII; des 43 larves du départ, 11 ont pu devenir adultes sur 30 survivants, 60 jours après le traitement.

A 12 h., presque les 3/4 des larves atteignent le 5 ème stade, 1/3 et 1/5 ème les stades VI et VII-VIII; des 44 larves élevées, 2 sont adultes sur 30 survivants vers le 60 ème jour.

A 8 h., les 3/5 èmes atteignent le stade V, presque la moitié le VI, 1/7 ème le VII; 4 adultes existent sur 28 survivants au 60 ème jour, des 45 larves d'origine.

Ainsi, 23 adultes, traduisant une absence de diapause hivernale et une possibilité de développement de post-diapause complet, ont été observés, desquels 12 obtenus pour les photopériodes constantes correspondant à celles de la période septembre-décembre. Ces 12 individus, à partir de 175 larves des récoltes de début et fin septembre, donnent une proportion bien plus élevée que celle correspondant aux récoltes de fin septembre-fin novembre 1968: 4 adultes sur 1 187 individus.

Quelle est la raison de cette absence de manifestation de diapause, ou d'une diapause très courte ? Elle n'est sans doute pas la photopériode, puisque la diapause d'hiver débute dans l'époque du passage de 12 vers 8 h. et que la poursuite éventuelle du développement, ici, s'effectue particulièrement dans cette bande d'éclairement. Nous pensons que les températures respectives sont en cause. Il est délicat de comparer les températures réelles sur la station (inconnues) au rythme thermique intentionnellement régulier de la salle d'élevage. Mais on notera que, à partir de l'engagement de la population naturelle dans le stade V (ou son homologue physiologique), la température va fortement décroître: la moyenne quotidienne sous abri à Hyères passe, pratiquement de 20°5 le 1.9 à 20° le 15.9, 18°5 le 1.10, 17°5 le 15.10, 15° le 1.11, 12°5 le 15.11, 10° le 1.12.

On se reportera au tableau 5 qui donne les températures quotidiennes effectivement relevées à Hyères dans le mois suivant l'équinoxe d'automne. Les minima y sont environ inférieurs de 10° au minimum nocturne dans la salle d'élevage; les maxima correspondent à ce minimum expérimental; ils se trouvent inférieurs d'environ 15° au maximum expérimental; notre élevage se trouve, à tout moment du rythme thermique placé à 10-15 ° au-dessus de la condition naturelle.

Pour l'élevage des captures de début septembre, le maximum de présence du stade V se situe vers 35 j. après le début de l'observation, délai menant au 15.10; l'élevage des captures de fin septembre montre le stade V présent plus massivement 15 j. après: soit vers le 15.10 également. La température de ces élevages fluctue entre 23 et 34°. Le contraste entre les températures possibles imaginables sur la station et en élevage va croissant avec l'écoulement du temps. Il risque d'être la raison du comportement distinct des larves dans ces deux conditions: non diapause hivernale du stade V et, en tous cas, développement possible au-delà.

L'apparition maximum des adultes vers le 90 ème jour pour les récoltes au début septembre et vers le 60 ème pour celles de fin septembre mène aux premiers jours de décembre. Des larves non en diapause sur le terrain auraient sans doute peu de chances d'atteindre cet état, pour des raisons thermiques.

On notera sur les tableaux correspondants que la survie de tels adultes est assez grande. Ils n'ont jamais été observés en copulation et n'ont, de toute façon, pas pondu dans les tubes mis à leur disposition.

La capacité des larves de début et fin septembre à évoluer à forte température se rencontre encore pour le matériel récolté fin octobre (tableau 28): 39 adultes existent sur les 109 survivants des 159 larves de départ, au 40 ème jour, à 16 h. A 8 h., le maximum est atteint, à cette date: 15 adultes sur 115 survivants de 159 larves suivies.

Celles de fin novembre montrent une aptitude qui est la plus faible pour l'hiver (tableau 29): 11 adultes sur 13 survivants de 78 larves, au 50 ème jour, à longue photopériode. Sous éclairement court, le maximum d'évolution complète sera atteint avec 9 adultes des 15 survivants depuis 80 larves. Au-delà, pour les larves ayant subi le froid, nous avons affaire avec le tout autre phénomène de reprise de développement d'animaux ayant effectué leur diapause: la limite sera atteinte avec la récolte de fin mars (tableau 30).

Il est possible que le matériel de fin novembre soit à la limite des fins de possibilités de développement sans diapause et au début de développement de post-diapause.

26-30.10

S A L L E D ' E L E V A G E 16 h.

	J 0	+10	+20	+30	+40	+50	+60	+70	+80	+90	+100	+110	+120	+130	+140	+150
st. III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. IV	7	7	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. V	88	88	73	32	23	9	6	5	3	1	0	0	0	0	0	0
st. VI	64	64	69	38	19	17	12	11	9	8	6	0	0	0	0	0
st. VII	0	0	3	42	24	10	6	6	5	3	1	3	3	2	2	0
st. VIII	0	0	0	1	4	0	2	2	3	1	1	0	0	0	0	0
adultes	0	0	0	20	39	26	14	14	18	20	20	6	3	2	0	0
nb. total	159	159	147	134	109	62	40	38	38	33	28	9	6	4	2	0

26-30.11

S A L L E D ' E L E V A G E 16 h.

	J 0	+10	+20	+30	+40	+50	+60	+70	+80	+90
st. IV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. V	55	40	13	3	1	0	0	0	0	0
st. VI	23	21	9	3	2	1	1	1	1	0
st. VII	0	0	4	5	3	1	0	0	0	0
st. VIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
adultes	0	0	0	3	8	11	8	5	4	0
nb. total	78	61	26	14	14	13	9	6	5	0

26-30.3

S A L L E D ' E L E V A G E 16 h.

	J 0	+10	+20	+30	+40	+50	+60	+70	+80	+90
st. III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. IV	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. V	66	25	4	0	0	0	0	0	0	0
st. VI	20	21	23	3	2	2	1	0	0	0
st. VII	0	30	26	7	3	3	2	1	1	0
st. VIII	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0
adultes	0	0	18	45	30	18	6	0	0	0
nb. total	92	78	75	55	35	23	9	1	1	0

Tableaux 28, 29 & 30.-Destinée des larves à trois moments de l'hiver: salle d'élevage; longue photopériode; expression en nombres absolus; 2 sexes groupés. Evolution maximum préhivernale, minimum hivernale et maximum posthivernale.

2.- Manifestation

a) Sur le terrain

Il est apparu, d'après la composition stadiale des populations de la station que la répartition des individus formait un ensemble qui, les 26-30 octobre 1968, comprenait 4 % de stades IV, 62 % de stades V et 34 % de stades VI (cf. tableau 7). Chacune des récoltes des 6 fins de mois suivants montrait une composition très voisine, atteignant, les 26-30 mars 1969: 6 % de stades IV, 71 % de stades V et 23 % de stades VI; à part les 57 individus obtenus fin décembre, chacun des autres bilans portait sur 301 à 483 larves. Les 26-30 avril, la situation avait évolué, pour la première fois: 567 individus formaient 16 % de stades VI, 73 % de stades VII, 7 % de stades VIII et 4 % d'adultes: au cours des 30 derniers jours, une moyenne de 2 mues était intervenue.

b) Au laboratoire

L'élevage au laboratoire, lorsqu'elles sont chauffées, ne dev ~~pas~~ gé-ner le développement de larves parvenues au stade IV, et permettant effectivement à la souche du Delta de progresser (à photopériode supérieure à 13 h.), il a été observé (§ III A 3c) un blocage des larves parvenues au stade V qui finissent toutes par mourir.

Ces deux manifestations correspondent à un état physiologique dont on peut dire, à ce moment, qu'il est "adapté" à l'hiver effectif de la côte provençale et "inadapté" aux conditions de la salle d'élevage, plus voisines de l'été provençal que de toute autre saison. Cet état a les caractéristiques d'une diapause. Aucune des photopériodes testées au laboratoire n'a pu l'éviter: diapause "obligatoire". Ce point est remarquablement différent du cas de la souche, plus méridionale, du Delta, pour laquelle il a été indiqué que l'entrée en diapause était dépendante de la photopériode: diapause facultative.

Une appréciation de l'intensité de cette diapause, "obligatoire" en condition naturelle, et l'étude de la capacité à sortir de diapause des animaux récoltés à différents moments de l'hiver peuvent être abordées en soumettant ces animaux à différentes conditions, dont celles d'un hiver artificiel.

3.- Sortie de diapause

a) Posibilités de rupture

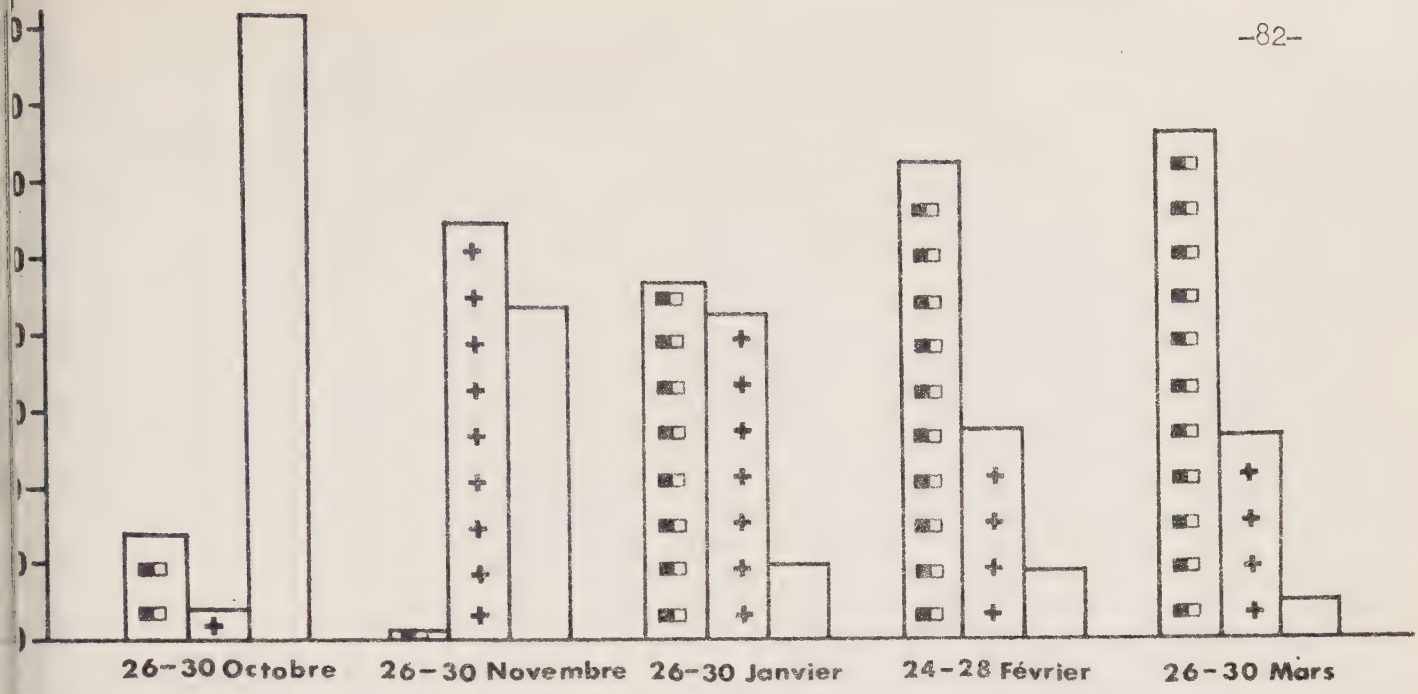
Les larves récoltées sur le terrain, de fin septembre à fin mars sont réparties en quatre lots quantitativement équivalents dans leur composition en sexes et stades. Les quatre traitements utilisés, pour les larves placées en grandes cages sont: salle d'élevage 8 h. / chambre froide 8 h./
salle d'élevage 16 h. / chambre froide 16 h. .

Les larves, régulièrement nourries, font l'objet d'un bilan tous les 10 jours, portant sur la nouvelle répartition des stades et la notation de la mortalité.

Les conditions de la salle d'élevage sont connues, par l'ensemble des observations, comme favorables à tout stade actif. Celles de la chambre froide sont favorables au stade en diapause hivernale: nous verrons que la mortalité y est très faible pour les larves du début de l'hiver, et qu'elles permettent même la mue d'un matériel compétent. Toute manifestation de mue sera prise comme le signe de sortie de diapause. Ce traitement empirique, matériellement réalisable avec les installations disponibles, qui rompt le niveau thermique de 7° par une pointe de chauffage de 3 heures, est mis en regard des températures effectivement notées sous abri à Hyères au cours de la période la plus froide de l'hiver 1968-69 (tableau 2): les pointes froides sur le terrain descendent exceptionnellement en-dessous de 7° et les moments chauds sur la station sont plus longs mais moins élevés que le maximum de 25° de notre condition. Compte-tenu de la période de 6 mois de persistance du stade en diapause, notre hibernation est à peu près représentative des moyennes du terrain.

Des observations successives, il a semblé préférable d'extraire le seul document présenté sur les figures 19 et 20, établi 20 jours après le début du quadruple traitement: l'opposition entre les 4 conditions y est satisfaisante pour l'ensemble des séries.

- Salle d'élevage 8 h.- De fin octobre à fin mars, l'aptitude à muer, très faible à l'origine, augmente au fur et à mesure que les larves ont vécu une plus longue fraction de l'hiver dans la station. Corrélativement, la fraction des larves restant en diapause diminue. La mortalité, réduite fin octobre, est à son maximum fin novembre et se stabilise à un niveau appréciable.
- Chambre froide 8 h.- Une faible fraction est capable de muer (même à ces températures) à partir de la récolte de fin février et atteint 30 % de l'effectif pour les larves de fin mars, au cours de ces 20 jours. La corrélation avec le maintien en diapause est bonne; la mortalité, faible pour les larves d'octobre à janvier, s'élève pour les deux derniers lots.

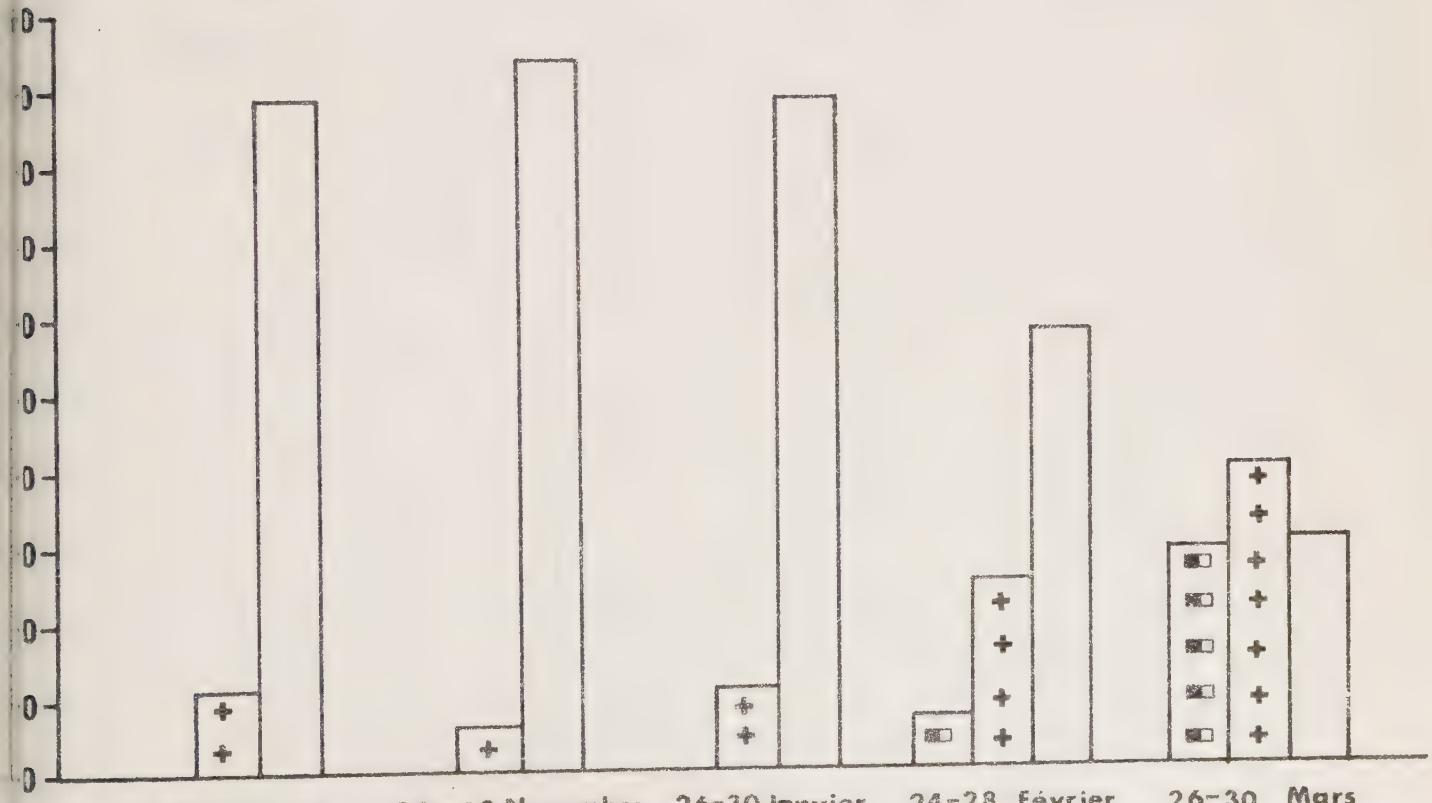


MUES

8h., SALLE D'ELEVAGE

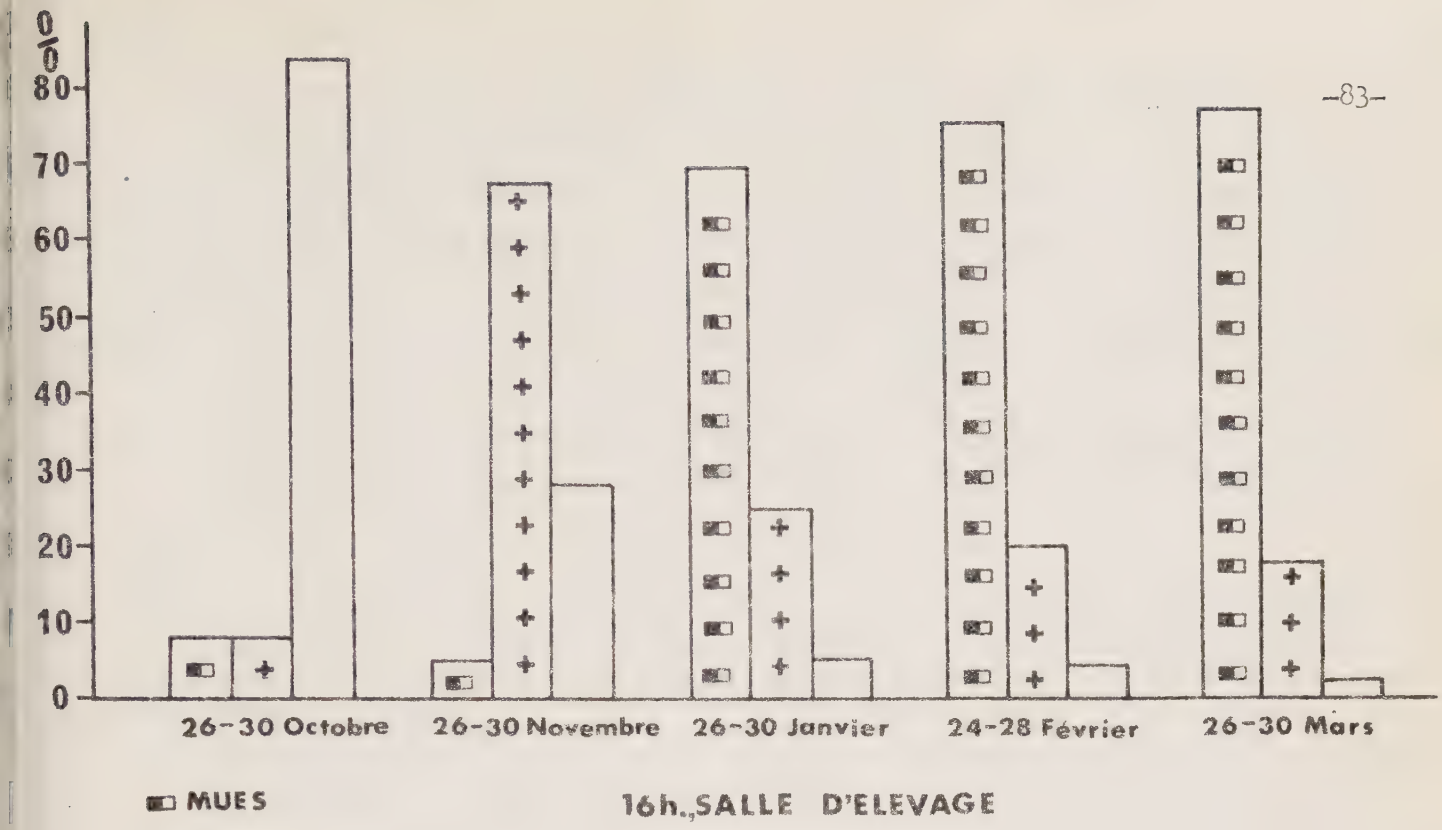
+ MORTALITE

DIAPAUSE

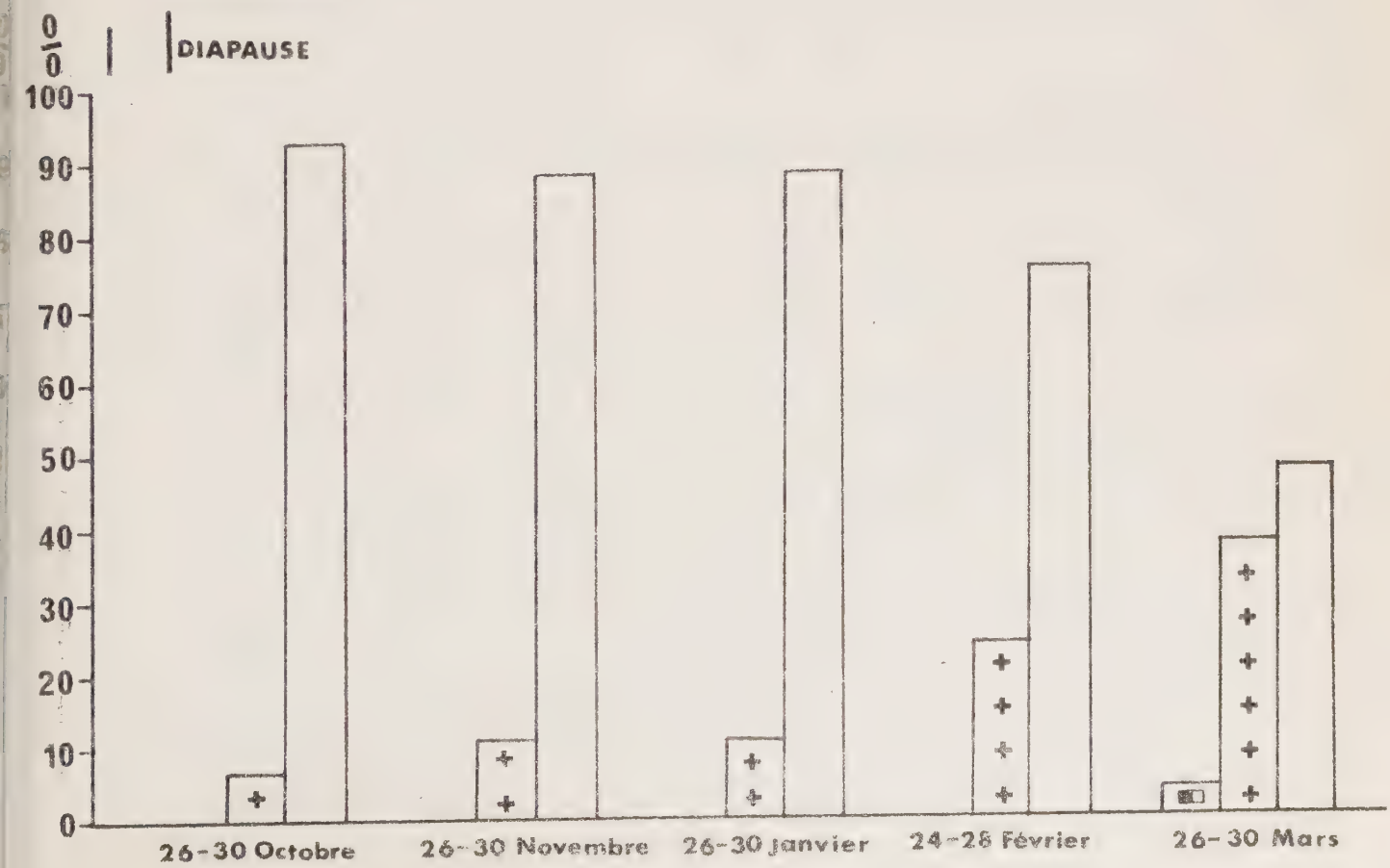


8h., CHAMBRE FROIDE

Fig. I9.- Destinée des larves (mue, mort ou maintien en diapause) chauffées ou refroidies 20 jours sous courte photopériode; récoltes au cours de l'hiver; % pour la population globale.



16h., SALLE D'ELEVAGE



16h., CHAMBRE FROIDE

- Salle d'élevage 16 h.- L'aptitude à la mue est très contrastée entre les larves récoltées fin novembre et celles récoltées fin janvier (le lot de fin décembre était très faible); l'aptitude à rester en diapause est régulièrement diminuée entre octobre, novembre et fin janvier. L'aptitude mixte du matériel de fin novembre se traduit par la plus forte mortalité des 5 lots testés; cette mortalité est encore sensible pour les récoltes ultérieures, alors qu'elle était très faible fin octobre.

Si un faible pourcentage des stades V de fin octobre peut évoluer dans ces conditions, un matériel prélevé plus tôt est au maximum capable de passer du 4 ème au 5 ème stade: tableau 27.

Le maintien en état de diapause d'un matériel prélevé avant l'hiver, tel qu'il apparaît sur cet exemple, s'oppose bien à l'évolution affectant la totalité du matériel de mars: tableau 30. Dans ces exemples, les deux sexes sont présentés associés:aucune différence n'affecte le rythme de leur développement.

- Chambre froide 16 h.- Aucune mue n'est observée, sauf 4 % pour la récolte de fin mars; la corrélation avec le maintien en diapause est bonne; elle n'est sensiblement perturbée que pour fin février et davantage pour fin mars: en liaison avec des pourcentages de mortalité accrus par rapport au faible niveau de celle-ci dans les 3 premiers lots.

Comparaisons inter-thermiques: à courte photopériode.

- octobre: faible pourcentage de mue à la forte température seulement; niveau de diapause maintenu à 80-90 %, la mortalité entre 6 et 11 %;
- novembre: 1 % de mue en chauffage seulement; contraste de 44 à 93 % de diapause entre le chauffage et le froid: compensé par des mortalités très inégales: respectivement 55 et 6 % ;
- janvier: près de 50 % muent à la salle d'élevage seule; 10 % restent en diapause dans cette condition, alors que le niveau antérieur, ici: 88 % y sont maintenus au froid; la mortalité commence à diminuer dans le premier cas: 43 % mais à augmenter dans le second: 11 % ;
- février: 63 % de mue par chauffage, et les premières enregistrées à la chambre froide: 7 % ; diapause restée aussi faible que le mois précédent en salle d'élevage et commençant à diminuer à la chambre froide: 58 % ; la mortalité continue à diminuer dans la première condition, étant alors presque comparable à celle qui continue à augmenter dans la seconde;

- mars : 67 % des larves sont capables de muer (délai inférieur à 20 j.) par chauffage et 29 % au froid; 5 % restent en diapause par chauffage et seulement 29 % au froid; mortalités respectivement devenues la plus faible et la plus forte: 28 et 40 % .

L'aptitude du matériel de fin mars à reprendre son développement, traduisant la fin de la diapause, est à mettre en rapport avec les températures effectivement rencontrées en mars-avril (tableau 3) à Hyères: elle reste assez stable dans le mois suivant l'équinoxe de printemps; cependant, nous avions noté que, fin avril, la population naturelle était décalée d'un ou 2 stades (tableau 7) par rapport à fin mars.

Comparaisons inter-thermiques: à longue photopériode.

- octobre: faible pourcentage de mue à forte température seulement; niveau de diapause maintenu entre 80 et 90 % dans les deux cas et faible mortalité;
- novembre: même situation pour la mue; fort contraste entre les 28 % de diapause maintenue par chauffage et les 88 % au froid; la faible corrélation entre ces réponses résulte d'une mortalité qui est maximale pour la série chauffée: 67 % et qui reste au niveau faible antérieur: 11 % ici, au froid;
- janvier: fort contraste par rapport au lot précédent, dans l'aptitude à muer en salle d'élevage: 70 %, aptitude encore absente au froid; persistance de la diapause quasi-minimale: 5 % en chauffage, et élevée: 88 % au froid; mortalité en diminution dans la première condition et restée faible dans la seconde;
- février: augmentation de la mue en chauffage; sensible diminution de la diapause au froid: 75 % ; quasi-équivalence de la mortalité vers 22 % ;
- mars : maximum enregistré de mue en salle d'élevage: 78 %, et les premières à la chambre froide: 3 % ; diapause résiduelle: 2 % , et tombée à 58 % dans les conditions respectives; mortalité accrue au froid: 37 % .

Comparaisons inter-photopériodiques.

- en salle d'élevage: le lot en début de diapause (fin octobre) se comporte de façon comparable dans les deux conditions; les mues à 8 h. sont, dans l'ensemble, moins fréquentes qu'à 16 h.; le maintien en diapause plus élevé à 8 h. qu'à 16 h.; la moindre corrélation entre ces destinées est liée, de novembre à janvier, aux plus fortes mortalités: ces mortalités de larves d'hiver chauffées peuvent certainement être considérées comme une situation en déséquilibre correspondant à des larves non encore aptes à muer en diapause.

- à la chambre froide: la destinée des larves reste la même pour les récoltes jusqu'à fin janvier; l'effet photopériodique ne se fait sentir que sur l'aptitude à muer, rencontrée faiblement fin février à 8 h. et non à 16 h. et qui, fin mars, est plus élevée: 30 % sous la courte tandis que sous la longue photopériode: 4 % . La mortalité réduite, ne devient sensible et croissante qu'à partir de février, également pour les 2 éclairements; nous pensons qu'ici, à une température favorable au maintien d'une diapause et peu à la mue, la mortalité représente une réaction d'animaux devant être vers la fin de diapause, ou sortis de diapause.

A cette température, très raisonnable pour des larves d'hiver, l'échelonnement des maintiens en diapause, diminuant fortement depuis janvier, traduit bien la variabilité des intensités individuelles de la diapause.

b) Diapause et post-diapause

Si, dans l'observation continue du comportement des larves dans les 4 conditions conventionnelles (cf. figures 19 et 20), les animaux se trouvent placés dans des conditions favorables aux mues en salle d'élevage et qui leur sont défavorables en chambre froide, la comparaison des quatre résultats ne renseigne pas sur les possibilités de développement global.

Il estppssible de soumettre le matériel à ces 4 traitements, puis de le placer dans des conditions uniformément favorables aux mues. L'information utilisable peut être retenue en termes de proportions de larves, récoltées à différents moments, capables de se développer jusqu'à l'état adulte. La "qualité" de développement initial est précisée par une telle aptitude au développement de post-diapause encore que cette "qualité" pourrait être mieux définie par un test ultérieur: la capacité reproductrice.

Les larves des récoltes hivernales sont soumises sous 4 types de traitement pendant 40 jours; celles ayant été refroidies sont ensuite traitées pendant 40 autres jours en salle d'élevage, aux mêmes photopériodes que celles utilisées au froid (tableau 31). Nous savons que le stade en diapause doit passer par une ou deux mues pour se transformer en adulte; la limite "40 j." de chauffage est retenue comme représentant le double du temps nécessaire au déroulement des 2 intermues qui peuvent être nécessaires dans ce développement de post-diapause. La figure 21 donne les proportions d'adultes apparus pour ces 4 traitements; le pourcentage des développements complets est établi vis-à-vis des larves considérées avant les 40 j. de chauffage (terminal).

	8 h. Salle d'élevage 40 j.					8 h. Chambre froide 40 j. puis Salle d'élevage 40 j.					16 h. Salle d'élevage 40 j.					16 h. Chambre froide 40 j. puis Salle d'élevage 40 j.				
	OCT.	NOV.	JAN.	FEV.	MARS.	OCT.	NOV.	JAN.	FEV.	MARS.	OCT.	NOV.	JAN.	FEV.	MARS.	OCT.	NOV.	JAN.	FEV.	MARS
% larves expérimentées	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
% larves vivantes après 20 jours	94	45	57	72	72	89	94	89	75	60	92	33	75	80	82	93	89	89	76	63
% larves vivantes après 40 jours						36	83	50	40	30						36	68	48	38	28
(= % larves réchauffées)						=100	=100	=100	=100	=100						=100	=100	=100	=100	=100
% adultes obtenus après 40 jours	7	3	15	20	25	6	30	40	35	32	25	10	48	50	52	0	65	75	39	35

Tableau 31.- Destinée des larves pendant diapause et post-diapause: réaction aux quatre traitements; situation à 20 j., 40 j. (et 80 j.); récoltes au cours de l'hiver; expression en % des larves d'origine (ou de celles réchauffées).

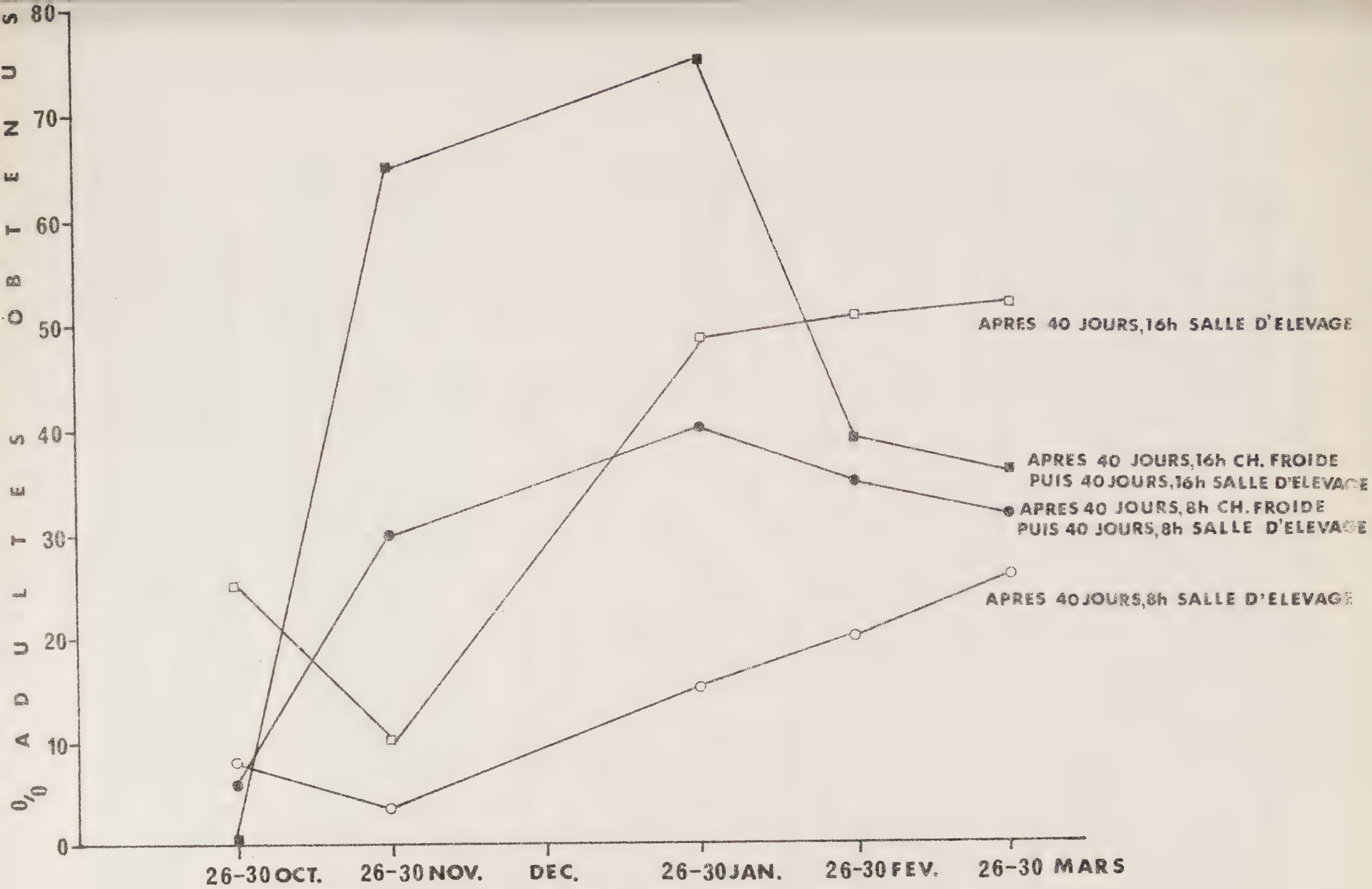


Fig. 2I.- Proportion d'adultes obtenus après 4 traitements; situation après 40 jours de chauffage (éventuellement précédés de 40 j. de froid); récoltes au cours de l'hiver; % pour les larves chauffées.

Réactions du matériel récolté au cours de l'hiver.

- salle d'élevage 8 h.- En fonction des possibilités, croissantes d'octobre à mars, apparues dans le chapitre précédent en 20 jours, on constate que la proportion d'adultes développés en 40 jours est régulièrement ascendante: de 5 % depuis le matériel des 2 premiers mois jusqu'à 25 % pour mars.
- Chambre froide 8 h.- En 20 j., des mues ne pouvaient se manifester que pour (fin février-) fin mars; en 40 jours de refroidissement, une aptitude au développement ultérieur intéresse toutes les récoltes, de plus en plus forte vers celle de mars et, après 40 j. de chauffage complémentaire, le maximum d'adultes obtenus est, pour fin janvier, de 40 % ; les 40 jours de froid ont été excessifs pour les deux dernières récoltes.

- Salle d'élevage 16 h.- Comme pour l'aptitude à muer en 20 jours, très faible pour octobre-novembre et très élevée au-delà, l'ensemble du développement de post-diapause mène à des proportions d'adultes parallèles; pour les 3 dernières récoltes, la sortie de diapause d'environ 3/4 de l'effectif est suivie, ici, de la mue imaginale intéressant environ la moitié de la population de départ.
- Chambre froide 16 h.- Des mues n'avaient affecté que très peu des larves de mars, en 20 jours; 40 j. de froid préparent une fraction très forte des larves de novembre-janvier à la sortie de diapause; effectivement, après le chauffage terminal de 40 j., à l'absence d'adultes depuis la récolte d'octobre s'oppose fortement le résultat pour novembre et janvier (70 % de mue imaginale), les récoltes de février et mars, trop longtemps hivernées artificiellement, diminuant l'aptitude au développement global ultérieur (38 %).

A titre d'exemple, les tableaux présentent la situation des séries hivernées pendant 40 j. (chambre froide) à longue photopériode puis transférées en salle d'élevage à cet éclairement, formées à partir des récoltes de fin octobre et de fin janvier. Survie et mues sont présentées tous les 10 jours jusqu'à disparition du dernier survivant. On notera que, pour octobre, aucune larve ne change de stades et que pour janvier cette remarque ne vaut que pour les 40 premiers jours: au froid; au cours des 40 jours suivants, au chauffage, les larves franchissent rapidement les stades VI et VII.

Comparaisons entre conditions de traitement.

- En comparant les traitements à 8 h., faisant ou non intervenir 40 j. de refroiddissement préalable, on observe l'absence de différence pour le lot d'octobre, et un effet toujours plus favorable du froid pour la poursuite des développements de diapause et de post-diapause sur le matériel

26-
30.10

	CHAMBRE FROIDE					→	SALLE D'ELEVAGE		
	J 0	+10	+20	+30	+40		+50	+60	+70
st. IV	0	0	0	0	0		0	0	0
st. V	62	59	56	45	23		3	1	0
st. VI	20	20	20	13	7		1	1	0
st. VII	0	0	0	0	0		0	0	0
st. VIII	0	0	0	0	0		0	0	0
adultes	0	0	0	0	0		0	0	0
nb. total	82	79	76	58	30		4	2	0

26-
30.1

	CHAMBRE FROIDE					→	SALLE D'ELEVAGE								
	J 0	+10	+20	+30	+40		+50	+60	+70	+80	+90	+100	+110	+120	+130
st. IV	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. V	65	63	59	47	34		15	2	0	0	0	0	0	0	0
st. VI	15	14	12	9	4		14	6	5	0	0	0	0	0	0
st. VII	0	0	0	0	0		4	12	10	1	1	1	1	0	0
st. VIII	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0
adultes	0	0	0	0	0		0	11	14	28	18	15	8	3	0
nb. total	80	77	71	56	38		33	29	29	29	19	16	9	3	0

Tableaux 32 et 33.- Destinée des larves de fin octobre et de fin janvier: traitement à la chambre froide (40 j.) puis en salle d'élevage; longue photopériode; expression en nombres absolus; 2 sexes groupés.

des récoltes ultérieures; le contraste est plus fort pour novembre-janvier que pour février-mars: en rapport avec la remarque faite précedemment.
-En comparant les résultats des mêmes traitements thermiques à I6 h., on note que l'effet bénéfique du froid préalable au chauffage concerne le matériel de novembre et janvier; au-delà, le chauffage direct est plus favorable au développement"global" : I6 h. de lumière semblent suffisants pour permettre à quelques larves d'octobre de reprendre leur développement, les 40 jours de froid sont excessifs pour les deux dernières séries.
-Le traitement direct en salle d'élevage montre que la longue photopériode a un effet positif sur les possibilités de développement des derniers stades.
- Cette remarque est également valable pour les traitements faisant intervenir le refroidissement artificiel préalable au chauffage: le contraste est, pour les raisons exposées ci-dessus, particulièrement net pour les populations novembre-janvier.

C/ DISCUSSION : INTERFERENCE ENTRE DIAPAUSES

1.- Il est vérifié, par l'élevage standard des larves depuis l'éclosion et par celui des larves parvenues, sur le terrain, aux stades III ou IV, en août-septembre, qu'un stade se déroule environ 4 fois plus lentement que les premières et les dernières intermues. Cette réaction est assimilable à une diapause.

La sortie de ce stade coïncide avec l'entrée de celui qui sera sujet de la longue diapause hivernale. La durée propre du maintien dans l'état de "diapause estivale" apparaît comme dépendante du moment d'entrée individuelle des larves dans ce stade IV (ou III et V pour les catégories minoritaires de croissance). La sortie de diapause estivale est, elle, synchronisée; l'entrée en diapause hivernale semble donc être fixe. Il est remarqueble qu'aucun stade à développement "normal" ne soit intercalé entre ces deux phases de réaction (fig. 22).

Deux diapauses, très précisément situées en cours de vie larvaire, compte-tenu des variations interindividuelles dans la croissance, sont donc notées. Le fait est intéressant, dans la mesure où peu d'exemples sont actuellement signalés, dont Pardalophora apiculata (PICKFORD, 1953): embryon et larve âgée (1er et 2nd hiver), et Locusta (VERDIER, 1964): embryon et adulte (hiver et été consécutif).

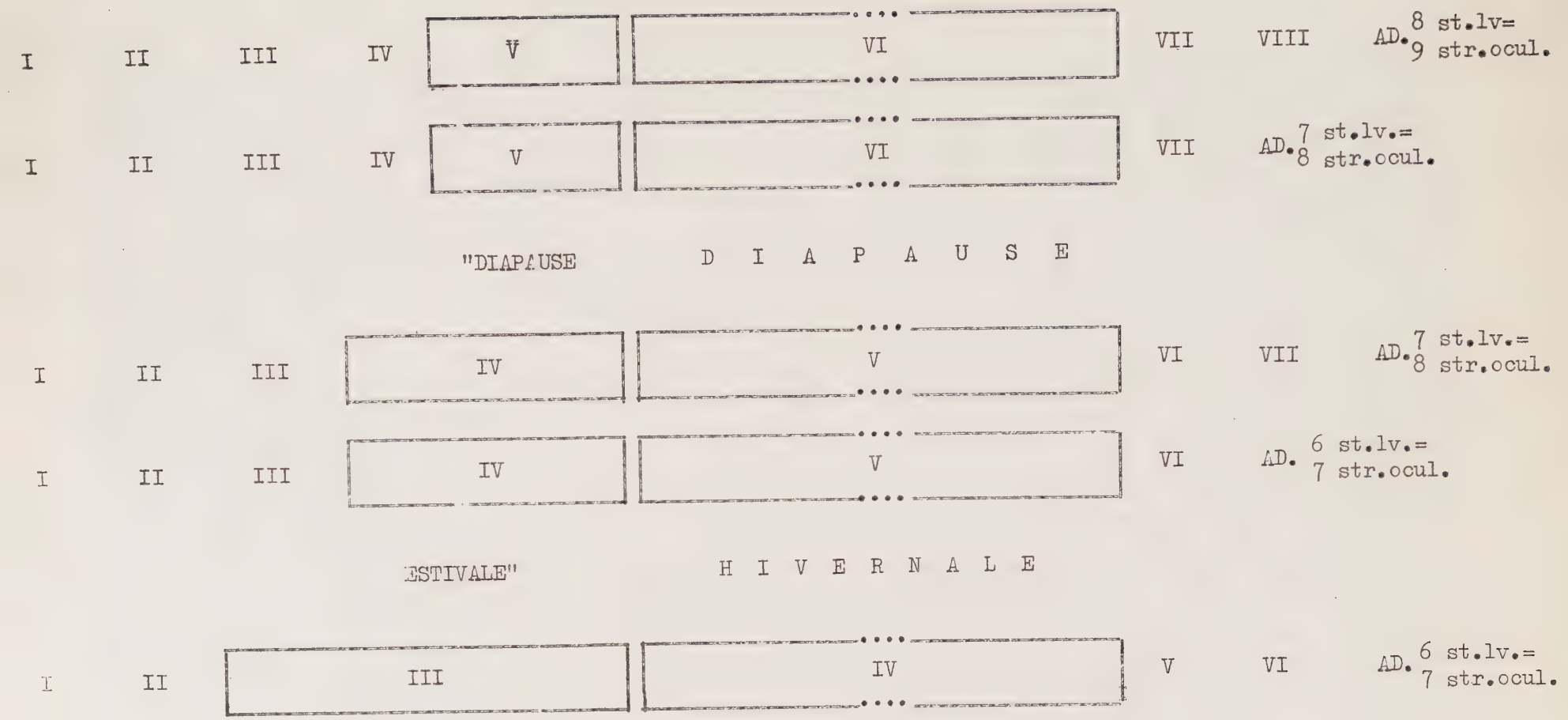


Figure 22.- Schéma de la position des diapauses en fonction des types de développement; échelle des temps non respectée.

La localisation de ces deux diapauses n'a guère de parallèle avec les nombreux cas rapportés chez les Lépidoptères, et se distingue nettement de l'exemple donné par GEISPITS (1949, 1953) pour Dendrolimus dont tous les stades larvaires peuvent entrer en diapause sous jours courts.

2.- Une entrée en diapause estivale a toujours été observée, à température élevée favorable au développement rapide des premiers et derniers stades, aux 3 photopériodes extrêmes et intermédiaires. Le matériel évolué sur le terrain, sous photopériodes décroissantes en-dessous de 16 h., la montrait également. La seule indication disponible du caractère potentionnellement facultatif d'une telle manifestation dans l'espèce résulte de son absence dans la souche égyptienne testée sous les mêmes conditions.

Le maintien en diapause, à forte température, avec mortalité minimale est observé dans de meilleures conditions à 12 h. qu'aux photopériodes extrêmes. L'aptitude à la sortie de cet état augmente avec l'échelonnement des captures d'août et septembre: augmentation du pourcentage de succès et réduction du délai.

3.- Le passage par une diapause hivernale est la règle sur le terrain, associée à des températures de plus en plus faibles et aux jours décroissants en-dessous de 12 h.; il est défavorisé,au laboratoire, par les fortes températures et les jours longs. Pour la souche égyptienne, dont l'aptitude à la diapause correspondante des stades IV-V est hautement facultative, le rôle défavorable des longues photopériodes pour l'entrée en diapause est très clair.

Un déroulement normal de cet état, avec faible mortalité, a lieu à faible température; au cours de l'hiver, la mortalité augmente dans cette condition tandis qu'elle passe d'un très fort niveau à un plus faible à forte température. L'aptitude à la sortie, pour une population suivie au cours de l'hiver, augmente avec l'échelonnement des captures de novembre à mars et, au laboratoire, selon l'ordre: faible température -longue photopériode / faible température-courte photopériode / forte température-courte photopériode / forte température-longue photopériode.

4.- A quoi correspond la mortalité qui, en comparant quatre conditions de traitement des larves d'une même origine, atteint des niveaux très différents? Certainement pas à une déficience alimentaire, puisque dans les premiers stades et ceux postérieurs à la seconde diapause, elle est négligeable. Cette mortalité est faible pendant la diapause estivale si la photopériode 12 h.

est utilisée et pendant la diapause hivernale si les larves sont maintenues au froid puis chauffées. Les conditions d'élevage ne peuvent prétendre être les meilleures en ce qui concerne les paramètres climatiques; une reprise extensive du travail, avec des variantes autour des conditions les moins mauvaises augmenterait, sans doute, la proportion des larves traversant avec succès les deux périodes critiques. Le traitement sous des systèmes climatiques expérimentaux aussi abusifs que les deux températures choisies et les deux photopériodes extrêmes, qui a pour but de démasquer l'aptitude moyenne d'une population physiologiquement variable, ne peut qu'entraîner ses composants soit à manifester leur maintien dans un état de diapause ou leur mue, soit à disparaître. Dans cette optique, l'enregistrement d'une mortalité apparaît du plus grand intérêt si elle n'affecte pas également les séries menées parallèlement. Ainsi, la forte mortalité des larves de novembre en salle d'élevage est homologue de leur très bon maintien à la chambre froide. Lorsque la mortalité se montre voisine pour les larves de fin février, quelles que soient les conditions, nous l'interprétons comme la résultante des aptitudes d'une partie des larves (diapause "faible") à sortir de diapause et de celles d'une partie (diapause "forte") à s'y maintenir: les premières muent en salle d'élevage et meurent en chambre froide, les secondes meurent en salle d'élevage et continuent leur "développement de diapause" en chambre froide.

Nous ne savons rien du niveau de mortalité dans la station, indépendamment de la prédation et de maladies éventuelles; une indication de la disparition de larves pendant l'hiver découle de la variation des proportions d'individus par stade : diminution du stade VI entre octobre et février (femelles), non compensée par l'apparition ultérieure de larves VII, VIII ou adultes.

5.- Au faible nombre d'adultes apparaissant en septembre-octobre sur le terrain, traduisant une légère imperfection du mécanisme adaptatif, s'oppose une fraction importante de développement automnal possible dans certaines conditions d'élevage; nous avons interprété une telle réaction comme consécutive du chauffage imposé. En ce sens, la diapause hivernale n'apparaît pas comme strictement obligatoire. Il a été indiqué que de telles larves se transformaient en adultes: c'est-à-dire que le ou les 2 derniers stades sont incompétents pour entrer dans une diapause compensatrice, et que les adultes,

même placés en conditions thermiques convenables, ne se reproduisent pas. Ceci rappelle les données acquises par L. JOLY (1960) sur le conditionnement endocrine précoce de la maturation des femelles de Locusta , et pour le mâle, par CANTACUZENE (1968); CANTACUZENE et GIRARDIE (1970). Ici, une situation hormonale sans doute distincte entre individus passant ou ne passant pas par la diapause, pourrait aussi affecter la "crise pubertaire" en fin de vie larvaire.

La seconde génération en question est sans doute, sur le terrain, stérile dans l'immédiat et amenée à ne pas résister au froid dans les semaines ultérieures: si elle est porteuse de gènes favorables à la non-diapause, ceux--ci ne doivent pas être transmis. Tout se passe comme si, le stade V ayant pu se développer, la mortalité de tels individus inadaptés était seulement différée.

6.- Des mortalités différentielles, l'une a été repérée, sur le terrain et au laboratoire, comme affectant le stade VI en diapause hivernale, en tout cas pour le sexe femelle, et durant la seconde partie de la saison. Ceci peut traduire le fait que les larves concernées possèdent une diapause plus "faible" que la moyenne des autres stades et sexe hivernant. Ces larves représentent un type moyen à plus grand nombre de stades: à 8 ou à 7; une telle élimination partielle, répétée à chaque génération, devrait tendre à favoriser les autres types: soit le type à 7 (hivernant comme stade V ou VI), soit le type à 6 stades (hivernant comme stade V ou rarement IV). Si des larves de stade VI continuent à se présenter à l'entrée de l'hiver, dont une partie appréciable va être éliminée, c'est peut-être qu'un autre facteur ou un complexe de facteurs tendent à en favoriser la manifestation, en dehors des éléments liés à la densité, peu actifs sur le terrain. Un élément qui pourrait être pris comme facteur génétique bénéfique de l'augmentation du nombre de stades, semble être la nécessité, pour une souche de ces régions, de faire durer assez longtemps la vie active avant la diapause hivernale; l'espèce n'est pas apte à une diapause embryonnaire (juin-juillet), elle montre une diapause estivale intéressante pour cet objectif: un stade de plus (10 j. au laboratoire) irait encore dans ce sens favorable. La souche considérée est peut-être en équilibre entre une dérive génétique favorisant l'augmentation du nombre de stades et

la sélection hivernale la limitant. En tout cas, la souche égyptienne, plus près du centre de répartition de l'espèce, ne devant pas résister à un hiver aussi rigoureux, a un stade de moins chez le mâle et presque un chez la femelle.

De telles considérations, susceptibles d'un certain traitement expérimental, permettent d'envisager la question sous l'angle de la génétique géographique, comme elle est posée chez les Lépidoptères: Barathra (MASAKI, 1956) et Acronycta (DANILEVSKII, 1957) entre autres. Le problème est largement posé, à travers tous les groupes zoologiques et tous les milieux : y compris ceux thermiquement plus stables (cf. FRY, 1958).

V.- ENDOCRINOLOGIE DE LA DIAPAUSE HIVERNALE

En raison du temps limité pour la préparation de ce travail, une seule diapause a donné lieu à une "approche" physiologique. C'est la plus durable, celle dont l'importance semble plus grande qui a donc été retenue; la plus grande facilité de se procurer un matériel assez abondant (larves plus grosses: plus visibles sur la station) a été un autre élément du choix. Enfin, la taille, dans l'ensemble réduite par rapport à d'autres Insectes classiques, est une gêne sensiblement moindre pour les animaux du stade V (la plupart) que pour ceux du stade précédent.

A/ MORPHOLOGIE DES ORGANES INTERESSES

Technique

Toute l'anatomie a été établie d'après les plus grandes larves disponibles des stades VII et VIII -par conséquent femelles; les structures les plus délicates ont été repérées sur une vingtaine d'individus. La dissection est faite dans du Ringer, au binoculaire. Les contrastes ont été augmentés en fixant, 48 h., dans du Champy: centres nerveux, glandes rétrocérébrales et nerfs prennent une couleur brune bien opposée aux corps gras devenus noirs; après passage dans l'eau distillée, la dissection est poussée plus avant, les pièces étant cependant devenues cassantes.

1.- Cerveau (fig. 23 et 25).

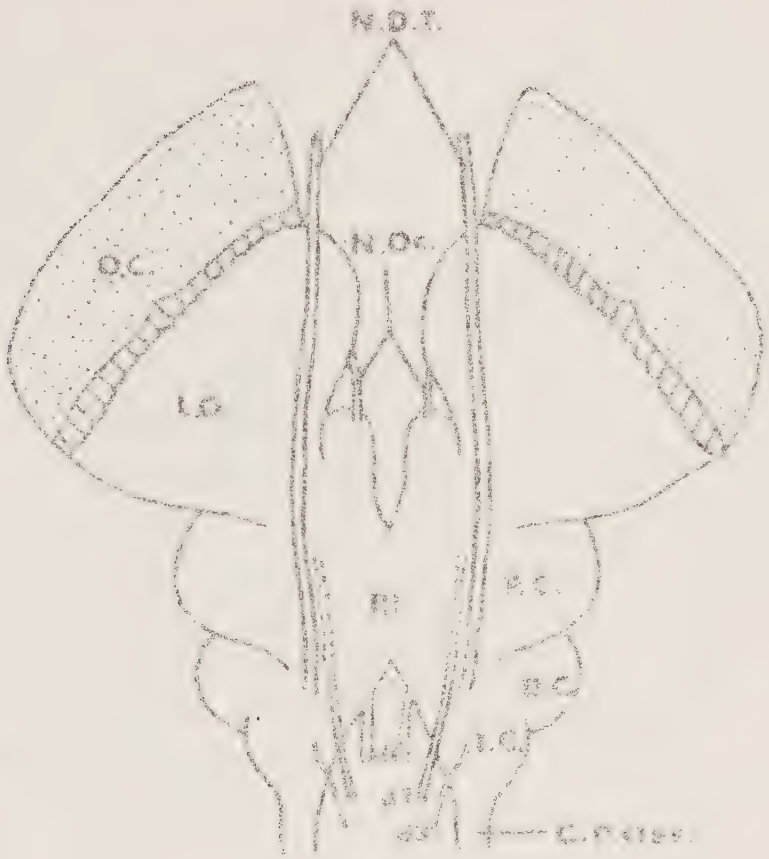
Proto-, deuto- et tritocerebron sont bien séparés par des constrictions.

Les lobes optiques sont assez massifs et l'insertion des ommatidies des deux yeux forme un angle assez normal (par rapport à Locusta ou Dociostaurus) compte-tenu de la forme de la tête. Les nerfs ocellaires pairs ont une émergence dorsale sensiblement postérieure à la limite antérieure du protocerebron; l'ocellaire médian émerge ventralement (frontalement).

Les nerfs antennaires prolongent antérieurement les lobes du deutocerebron, dans une course ventro-latérale.

Du tritocerebron, l'émergence des connectifs (post-oesophagiens (C.P. Oes)) n'offre rien de particulier. Les nerfs formant la commissure circumoesophagienne (C.C. Oes) sont plus internes. Les nerfs labro-frontaux (N.L.F.) émergent ventro-latéralement et bifurquent dans leurs destinations à 0,3 mm.. Les mêmes nervi corporis cardiaci III (cf. DUPONT-RAABE, 1964) sortent dorsalement (d3) de la zone moyenne du tritocerebron.

Fig. 23.- Ganglions cérébroïdes, vue dorsale (fem. st. VII)



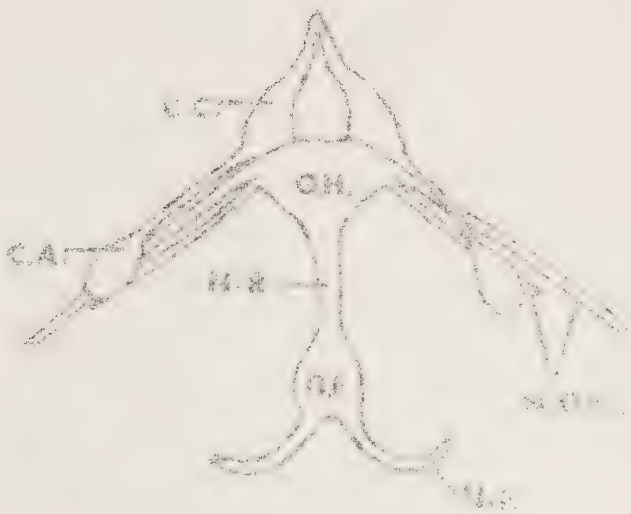


Fig. 24.- Complexe rétrocérébral, vue frontale postérieure (fem. st. VII)

Abréviations utilisées dans les figures 23 à 26.

Ao.	Aorte
C.A.	Corpora allata
C.C.	Corpora cardiaca
C.C.Oes.	Commissure circumoesophagienne
C.P.Oes.	Connectifs postoesophagiens
d 1	Nervi corporis cardiaci I
d 2	Nervi corporis cardiaci II
d 3	Nervi corporis cardiaci III
D.C.	Deutocerebron
G.F.	Ganglion frontal
G.H.	Ganglion hypocérébral
G.sOe.	Ganglion sousoesophagien
Gl.Ve.	Glande ventrale
L.O.	Lobe optique
N.Ant.	Nerf antennaire
N.D.T.	Nerf dorsotégumentaire
N.C.A.	Nerf des corpora allata
N.F.	Nerf frontal
N.G.V.	Nerf de la glande ventrale
N.L.	Nerf labral
N.L.F.	Nerf labro-frontal
N.Nc.	Nerf de la région nuccale
N.Oc.	Nerfs ocellaires
N.Oes.	Nerfs oesophagiens
N.R.	Nerf récurrent
O.C.	Oeil composé
Oes.	Oesophage
P.C.	Protocerebron
P.I.	Pars intercerebralis
T.C.	Tritocerebron

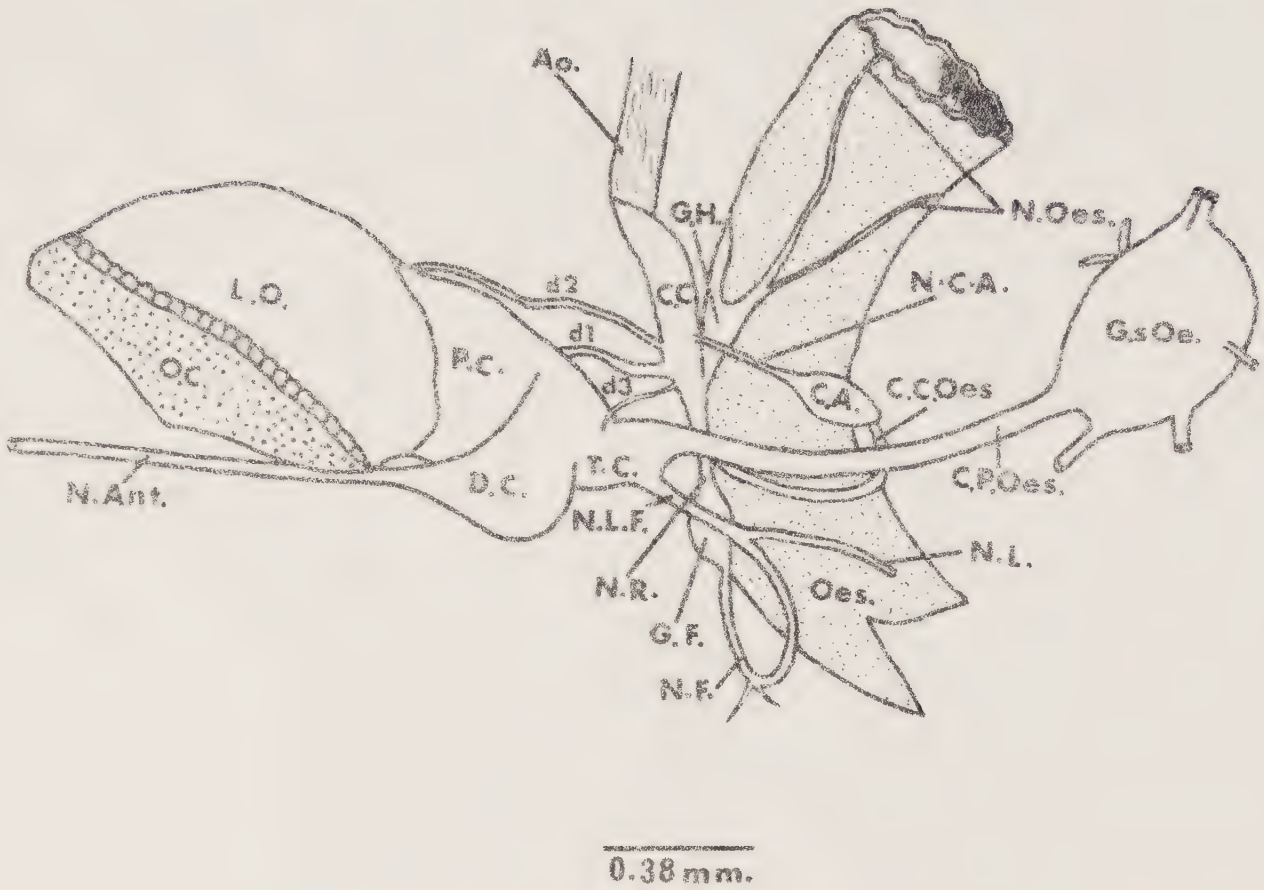


Fig. 25.- Ganglions cérébroïdes, départ de la chaîne nerveuse & complexe rétrocérébral, vue latérale (fem. st. VII)

Les n.c.c. II (d 2) semblent sortir postérieurement du protocerebron et les n.c.c. I (d I) émergent du sinus postérieur de la masse cérébroïde; du tritocerebron; enfin, mais avec une course antéro-dorsale, restant parallèles sur toute la longueur du cerveau, sortent les nerfs dorso-tégumentaires (N.D.T.).

Le ganglion frontal (fig. 24 et 25) est relié au tritocerebron par les 2 n.frontaux (N.F.) issu des nerfs labro-frontaux; sa limite postérieure est prolongée par le nerf récurrent (N.R.) qui, longeant le pharynx, postérieurement au cerveau, se renfle pour aboutir au ganglion hypocérébral (G.H.) à la limite antérieure de l'aorte. De ce ganglion sortent deux paires de nerfs oesophagiens (N. Oes) latéralement.

2.- Corpora cardiaca (fig. 24 et 25)

Antérieurement à l'aorte, ils apparaissent comme deux masses blanc brillant, allongées dorso-ventralement contre la face postérieure du cerveau; plaqué entre-eux et la face dorsale de l'oesophage se trouve le ganglion hypocérébral.

Les trois n.c.c. arrivent, du cerveau, antérieurement à la longueur des c.cardiaca, dans l'ordre: III, I et II(fig.25:d3, d1, d2). L'origine précise de ces nerfs sera notée plus loin, de même que l'existence d'une paire, unissant c.c. et ganglion hypocérébral, invisibles à la dissection.

Une 4ème paire de nerfs (N.C.A.) de 0,4 mm. de longueur, unit c.c. et Corpora allata; ceux-ci ont la position et la forme ovoïde classique pour les Acridiens, de 0,25 mm. de long, beige rosé.

3.- Glandes ventrales (fig. 26)

Le complexe glandulaire se présente comme un organe pair formé, de chaque côté de l'oesophage et à l'aplomb du foramen occipital, d'une mince lame allongée dorso-ventralement. L'extrémité dorsale de chaque glande s'insère sur la paroi crânienne, près du bord postéro-interne de l'insertion des muscles masticateurs; l'extrémité ventrale, sous forme d'une languette, pénètre dans le tissu adipeux du labium.

Il est possible de mettre en évidence une innervation; du ganglion sous-oesophagien sort un nerf, postéro-dorsalement, dirigé antérieurement, très rapidement bifurqué; chaque branche ventro-latéralement à l'oesophage,

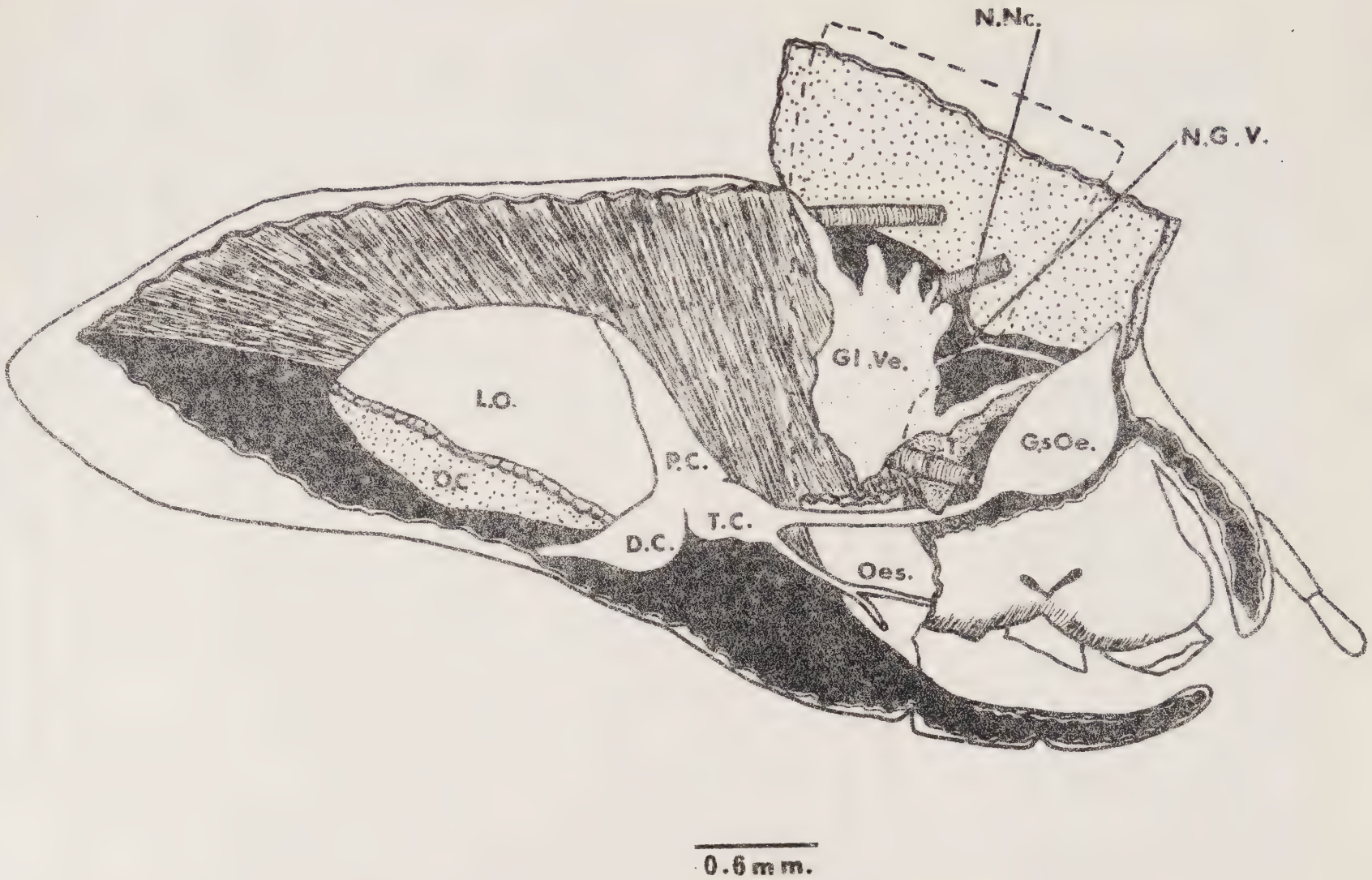


Fig. 26.- Glande ventrale gauche, relations topographiques; vue latérale (fem. st. VIII)

se ramifie en deux nerfs: l'un pénètre à mi-hauteur dans la glande ventrale (N.G.V.), l'autre se dirige vers les muscles de la région nuccale (N.Nc).

Chez les Acridiens, une innervation de la glande ventrale est décrite par PFLUGFELDER (1947): chaque glande de Stenobothrus rufipes reçoit un nerf, distinct, du g. sous-oesophagien; rien n'est indiqué pour Locusta par STRICH-HALBWACHS (1959) ni, apparemment chez d'autres espèces. Une innervation est, cependant, décrite chez des représentants de divers Ordres. SELLIER (1951) décrit un nerf impair, venant du g. prothoracique, allant donner deux branches vers la glande: Gryllus campestris, soit une origine comparable à celle signalée chez Leucophaea (SCHARRER, 1948). Les monographies de JANNONE (1940) & d'ALBRECHT (1953) ne renseignent pas sur ce point, peut-être en rapport avec une éventuelle disparition des glandes chez les adultes.

B/ HISTOLOGIE & ETATS DU DEVELOPPEMENT

Techniques

Les larves étudiées correspondent au 5ème stade, à différents moments de leur diapause, de fin octobre à mi-mars, fixées sur le terrain. A titre de comparaison, des larves, ayant passé leur diapause dans cette condition, capturées fin mars, sont chauffées au laboratoire (selon le système décrit ailleurs); elles passent au stade VI et sont fixées chaque jour à la même heure (3 h. après le début du chauffage) pendant les 9 jours de l'intermue.

La pièce est sectionnée au milieu du pronotum, l'extrémité du vertex supprimée ; la capsule céphalique est perforée avec une aiguille fine; l'immersion est, si besoin est, assurée sous vide. Des diverses fixations essayées, celle au Bouin a été retenue, 48h. Après l'éthanol 70 et 95°, le toluène a été évité en passant par deux bains de butanol, la conservation étant éventuellement faite quelques jours dans ce dernier. Trois passages dans la paraffine ont été faits, en moyenne.

Des coupes sériées de la tête totale sont faites, de 5µ, permettant d'observer l'ensemble des organes signalés d'un même individu.

Le repérage histologique est fait sur colorations au trichrome de Masson; après essais à l'hématoxyline chromique-phloxine, au bleu Alcian et à la fuchsine paraldéhyde, cette dernière technique a été retenue.

1.- Pars intercerebralis

a) Topographie.

Il existe deux régions contenant des cellules neurosécrétrices dans le protocerebron (le seul observé): pars intercerebralis et une région latérale située en avant des globuli des corpora pedunculata; les c.n.s.

de cette dernière n'ont pas montré de signe d'activité pour les deux stades étudiés. L'observation de la série des coupes de la pars d'un stade VI, en s'aidant d'une grille micrométrique, axée sur les noyaux, permet d'estimer à environ 1700-2000 le nombre total des cellules A, B et C; cette dernière catégorie forme moins de 10 % du tout. La séparation entre les trois types correspond aux critères donnés par NAYAR (1955) chez Iphita, et par HIGHNAM (1961) chez Schistocerca.

Les cellules A ont été les plus repérables par leurs inclusions, ici d'abord par la F.P.: en pourpre, ensuite le B.A.: bleu, & avec l' H.C.: bleu sombre. Le diamètre nucléaire est entre 5 & 8 u.

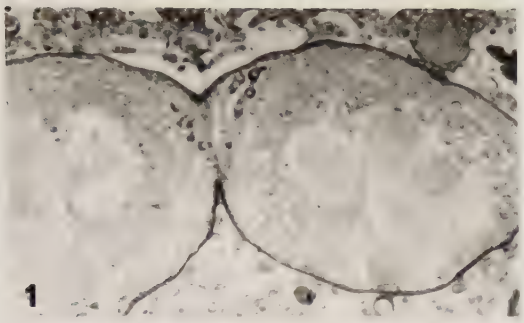
Les cellules B sont verdâtres avec la F.P., en rouge avec le B.A. & l' H.C.; aucune structure secrétée n'a été observée, et nous interprétons ces cellules comme correspondant à la phase de repos d'un type cytologique dont les "cellules A" représentent la phase active (cf. LHOSTE 1953, NAYAR 1954, GIRARDIE & GIRARDIE 1966). Le noyau a le même diamètre que dans l'état A.

Les cellules C, qui n'ont pas été observées en activité, sont représentées par leur localisation périphérique homologue de celle décrite chez les autres Acridiens, et repérables par leur diamètre nucléaire: 9-13 u. Des "cellules D", décrites par Highnam (Schistocerca) avec une grande taille, non signalées par Girardie (Locusta), n'ont pas été reconnues, ici, avec certitude.

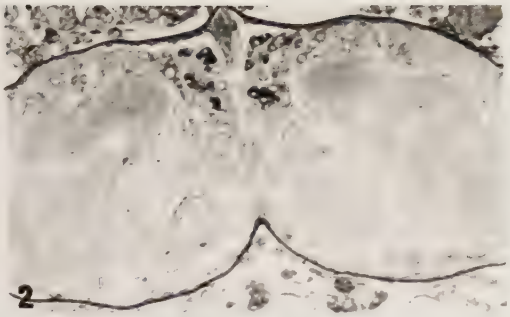
Cellules A & B sont entremêlées et occupent l'ensemble de la pars; les C sont presque toutes situées aux limites postérieure & latérales.

Les nerfs issus de la pars, n.c.c. I (ou internes), repérables par l' écoulement de la neurosecrétion fuchsinophile dont leurs axones sont le support (Pl.2, 3), se croisent (Pl.2, 4) et sortent (Pl.2, 6) dans un plan médian du cerveau. Les fibres de ces nerfs n'ont pas été vus comme contenant des grains fuchsinophiles -bien qu'une phloxinophile ait pu être observée dans les cellules B-; ainsi, un phénomène signalé par Highnam n'a pas été rencontré ici.

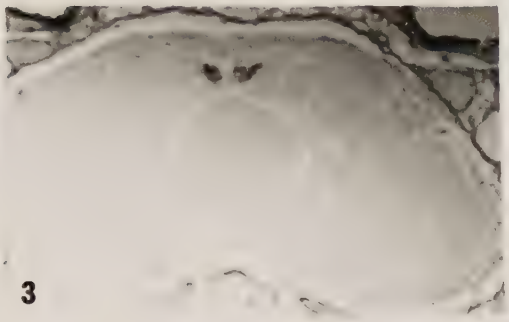
Les n.c.c. II (ou externes), ne conduisant pas de secrétion dans les stades étudiés, sont repérés par leur structure fibreuse, par homologie avec l'anatomie du cerveau; ils ont une course latérale, ne se croisent pas et émergent dorsalement. Leur diamètre est inférieur à celui des n.c.c. I.



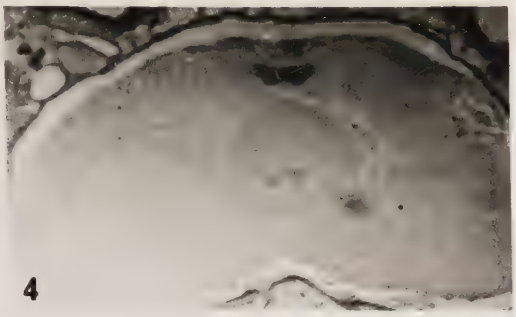
Région antérieure de la pars.



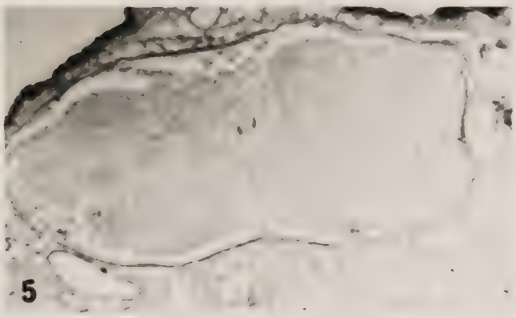
Région postérieure de la pars.



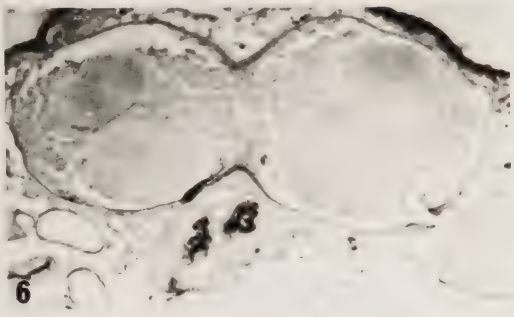
Départ des n.c.c. I



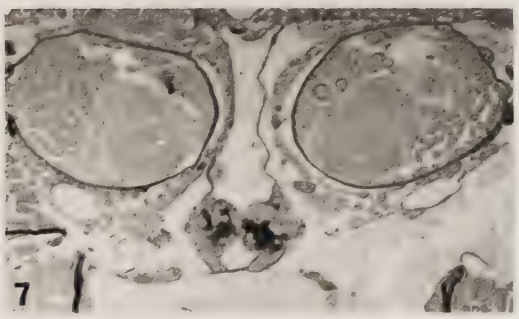
Croisement des n.c.c. I



Cheminement des n.c.c. I



Emergence des n.c.c.I et
région antérieure des c.cardiaca

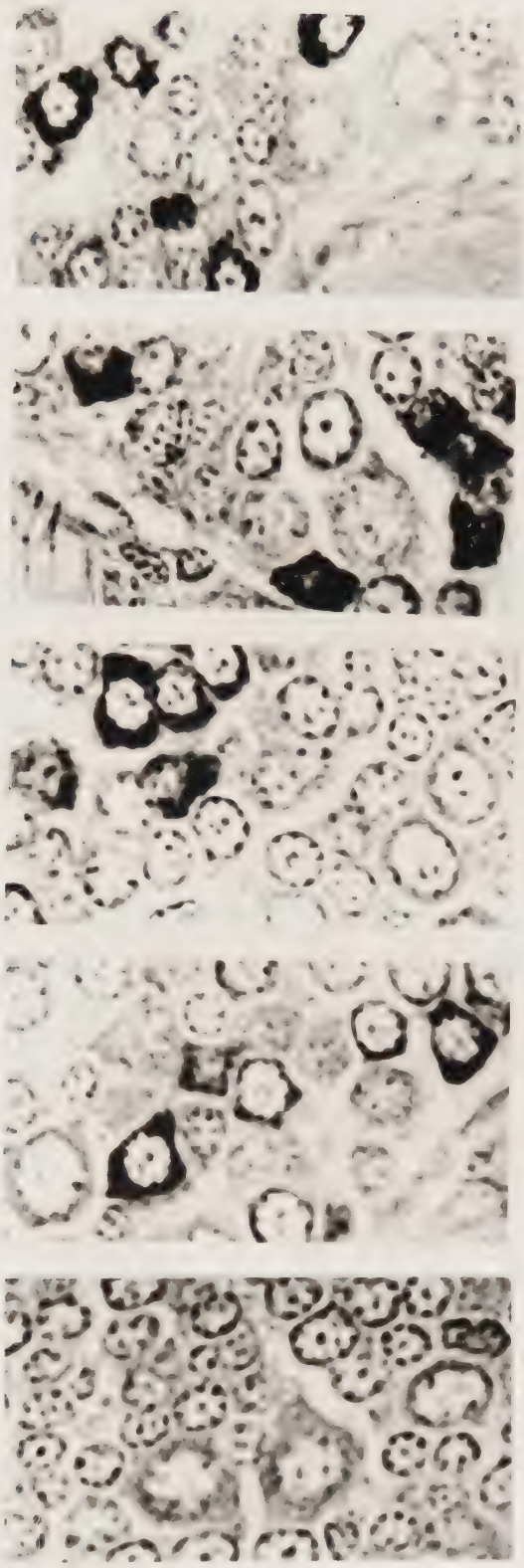


Région médiane des c.cardiaca

Région postérieure des c.cardiaca

0,1mm.

Planche 2. -Repères anatomiques concernant la neurosecrétion (fuschine paraldéhyde): pars intercerebralis aux corpora cardiaca; stade actif, 4 jours.



mue + 24 h.

2 j.

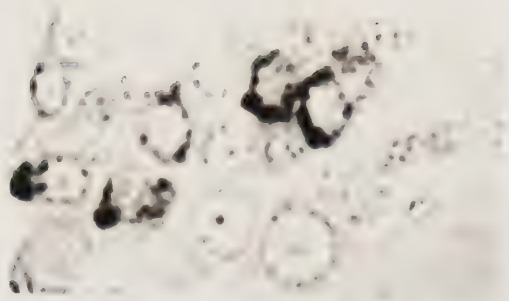
4 j.

5 j.

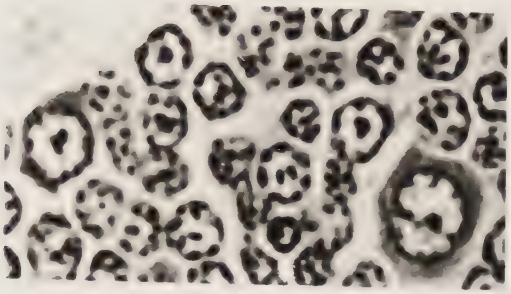
8 j.

Pl. 3.- Etat des cellules neuro-secrétrices de la <u>pars intercerebralis</u> au cours d'un stade actif; élevage au laboratoire

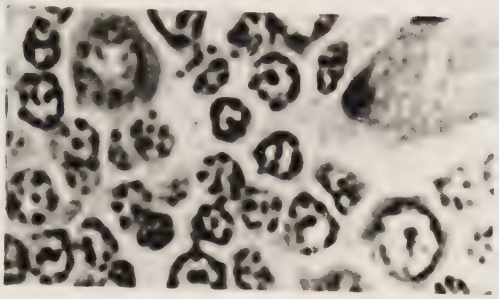
0,05 mm.



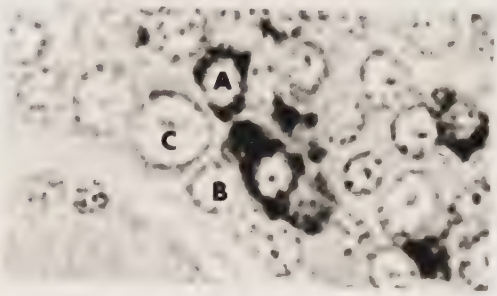
LABO
2 janv.



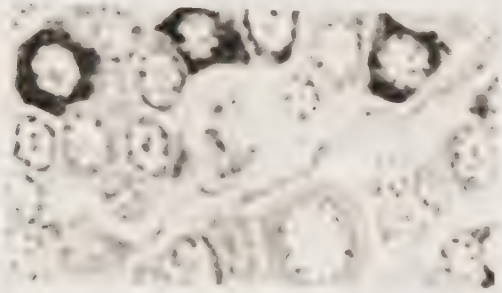
28 oct.
STATION



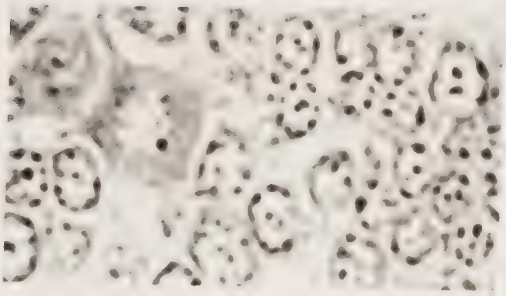
28 janv.
STATION



13 mars
STATION



terrain
13 mars
+
LABO
4 j.



terrain
13 mars
+
LABO
7 j.

Pl. 4.- Etat des cellules neuro-secrétrices de la <u>pars intercerebralis</u> au cours de la diapause hivernale

0,05mm.

Sortie de diapause.- Les mues sont incessamment possibles sur le terrain; nous les avons facilité par chauffage du matériel de mi-mars.

10 larves capturées le 13 mars sont fixées 4 jours après leur passage en salle d'élevage (chauffée). Le maximum possible des cellules A est complètement chargé de grains fuchsinophiles: la comparaison est plausible avec l'état des jours 4-5 d'un stade normal. Cette secrétion est retrouvée tout au long des n.c.c. I.

10 larves capturées le 13 mars sont fixées 7 jours après leur chauffage. La pars ne contient plus aucune cellule de type "A": elles ont l'attribut des B. Il n'existe plus de neurosecrétats sur les nerfs. Cet état est assimilable à celui décrit au dernier jour d'intermue d'un stade sans diapause.

Il apparaît, à la comparaison des deux stades, sans et avec diapause, que ce dernier phénomène est associé à une perte d'activité cérébroïde correspondant aux mois froids au cours desquels il est connu que les possibilités de reprise de développement sont très faibles.

2.- Corpora cardiaca

a) Topographie

Ils sont associés en un organe neuro-hémal situé à la partie antérieure de l'aorte selon une relation correspondant à celle bien connue chez les Orthoptères. Ils reçoivent du cerveau les n.c.c.I, II et III dont seuls les premiers nous intéresseront ici; ils sont reliés aux c. allata comme indiqué antérieurement, et une 5ème paire est visible histologiquement, de nerfs très courts associant c. cardiaca et ganglion hypocérébral.

Un éventuel cheminement de matériel, à travers les c. cardiaca vers les c. allata (cf. HIGHNAM, 1961) n'a pas été systématiquement recherché mais, en tout cas pas observé spontanément - de même dans les c. allata; inversement le g. hypocérébral, toujours coupé avec les c. cardiaca, a été involontairement observé et n'a pas été vu recevant un matériel sécrété.

b) Stades actif et en diapause

A tout moment, dans un stade normal et dans le stade en diapause, on note la présence de matériel fuchsinophile. Sa quantité est, cependant, moins

abondante pendant la période de diapause que dans les premiers et derniers temps et que dans un stade sans diapause (Pl.2 , 6-7-8: 4ème jour d'intermue).

Les relations fonctionnelles entre la partie antérieure, réceptrice depuis les n.c.c. et la zone postérieure propre, n'ont pas été étudiées.

3.- Glandes ventrales

a) Topographie

Son épaisseur est de 1 à 4 cellules. Elle est assez proche par sa simplicité histologique des glandes de Locusta ou Gryllus, n'ayant pas les rapports complexes avec des muscles signalés chez Leucophaea; pas davantage de canal excréteur. Le nerf a été retrouvé sur coupes mais non étudié dans ses terminaisons; un réseau trachéen est aussi représenté.

b) Stade actif (VI ou postdiapause) (Planche 5).

Fixée 24 h. après la mue, des mitoses relativement nombreuses y sont observées parmi les noyaux quiescents; des noyaux géants montrent également cette division; les contours cellulaires sont moins nets qu'ultérieurement et le cytoplasme est homogène. Au deuxième jour, la proportion des mitoses diminue et les limites cellulaires sont plus nettes.

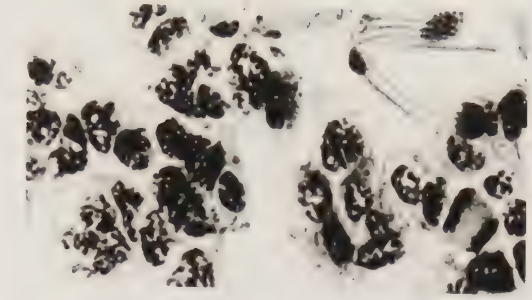
Au milieu de l'intermue: 4-5 èmes jours, les cellules sont plus grandes, leurs noyaux sont elliptiques. Le cytoplasme est vacuolisé sans montrer de polarité; des espaces intercellulaires sont visibles, non artefacts de fixation.

Le 8 ème jour, représentant bien la structure en fin d'intermue, montre une diminution de la vacuolisation, les noyaux n'ayant pas retrouvé leur taille du premier jour.

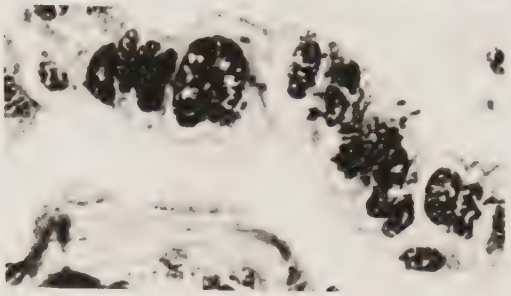
c) Stade à diapause (V: prédiapause/diapause/postdiapause) (Planche 6).

Les individus fixés et étudiés ci-dessus pour leur cerveau et leurs c. cardiaca sont aussi utilisés, ici, pour l'étude de la glande ventrale. Les arguments en faveur d'un matériel originaire du laboratoire, du terrain ou d'une combinaison des deux sont les mêmes que ceux exprimés auparavant.

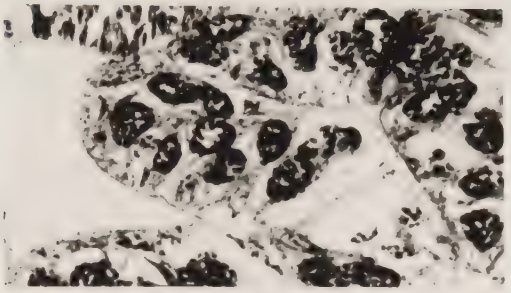
Entrée en diapause.- Les 10 larves de fin septembre, chauffées et passées au stade V sont fixées au 2 ème jour de cette intermue. Les mitoses, peu abondantes, et les limites cellulaires devenant nettes dans un état comparable à celui rencontré au même âge du stade VI. Le cytoplasme est optiquement homogène, sur les 35µ d'épaisseur de la glande.



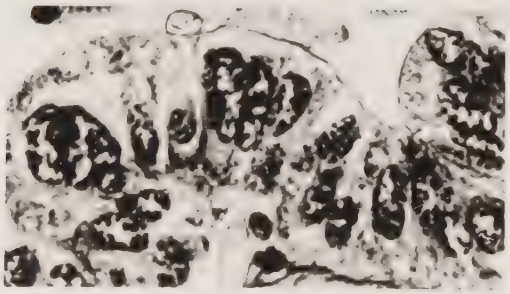
mue + 24 h.



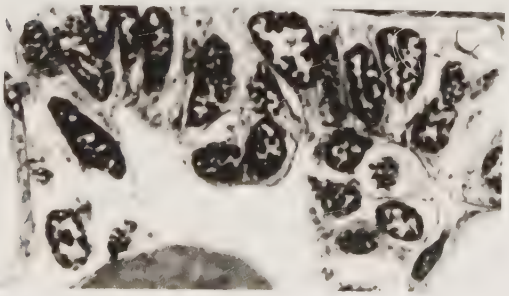
2 j.



4 j.



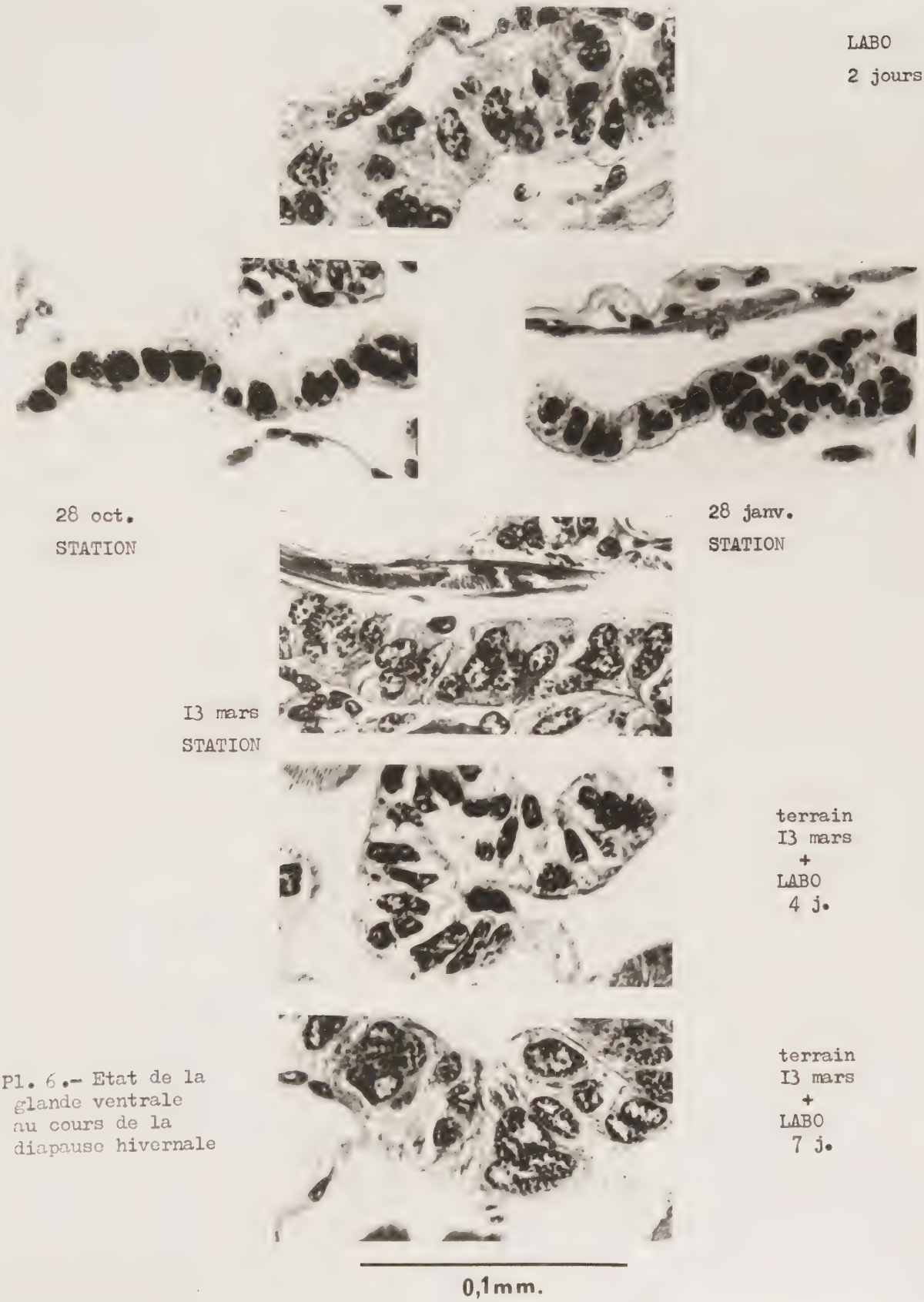
5 j.



8 j.

0,1 mm.

Pl. 5 .- Etat de la glande ventrale au cours d'un stade actif; élevage au laboratoire



Pl. 6.- Etat de la glande ventrale au cours de la diapause hivernale

Déroulement de la diapause.- Au cours de la période sans mue, la structure est bien différente de celle des premiers jours du stade V et de la zone d'intermue correspondante du stade VI.

Les 50 paires de glandes ventrales observées de larves fixées le 28 octobre montrent un épithélium bas: l'épaisseur des cellules y est la plus réduite de toutes les phases rencontrées dans ces observations: 16 µ. Le cytoplasme, très réduit, est homogène; les contours de la glande sont nets mais les parois latérales peu évidentes. Les noyaux, petits, sont massifs: soit sphériques soit sensiblement anguleux à aplatissement basal ou apical si une polarité existe, à chromatine très dense.

Cette situation est maintenue et, le 28 janvier, aucun critère, par la technique employée, ne permet de reconnaître une variabilité parallèle à celle signalée pour les cellules A de la pars.

Le 13 mars, les 50 paires de glandes montrent une plus grande homogénéité que les cerveaux correspondants. L'épithelium glandulaire est plus élevé, les cellules atteignant 40 µ, comprenant un cytoplasme, au volume notablement augmenté, apparemment homogène; le noyau contient des mottes chromatiques séparées en position pariétale et interne.

Sortie de diapause.- Le matériel dont la mue devient possible devrait posséder une glande ventrale dont la structure annonce le phénomène.

Les larves de mi-mars chauffées 4 jours montrent un épithélium glandulaire de même hauteur qu'avant le chauffage, mais le cytoplasme est très vacuolisé, de part et d'autre du noyau; des espaces intercellulaires sont visibles. Le noyau est elliptique et conserve la répartition chromatique précédente. Cet état est comparable à celui des larves de 4-5 jours ne passant pas en diapause.

Très près de la mue: larves de mi-mars chauffées 7 jours, l'épithélium gardant les proportions précédentes se caractérise essentiellement par la perte de la vacuolisation. Cette phase est homologable au jour 8 du stade VI, ceci étant bien en rapport avec la mue des témoins observée ce même jour ou le lendemain.

Aucune technique histo- ou cytochimique n'a été utilisée ici; l'incertitude sur la nature de la sécrétion, ecdysone ou protéine, ne permettant pas d'aborder rapidement cette question. Seuls les grands traits de la variation d'intermue peuvent être pris, par comparaison, comme indications de la période fonctionnelle; la vacuolisation du cytoplasme est considérée, ici, comme le signe de cette activité.

Il apparaît, en comparant les structures successives dans les deux stades, sans diapause et autour d'une diapause, que la glande des animaux en diapause montre une étape, durant au moins trois mois, correspondant à une réduction cellulaire et une condensation nucléaire originales. Cette figure n'existe pas dans l'évolution de la glande du stade sans diapause, pour laquelle l'observation de fait, a porté sur chaque jour; quelle que soit sa durée, elle semble devoir être considérée comme interposée dans le cycle "normal" d'une intermue: les premières et dernières étapes sont homologables.

Sur ce matériel GUELIN (1971) a montré que la glande ventrale "en diapause" diffère de la glande "active" par suppression des systèmes lacunaires extracellulaires, quasi-absence de structures lytiques, pauvreté en ribosomes libres et en ergastoplasme.

C/ EXPERIMENTATION ENDOCRINE

Principes.

Les observations suivantes constituent un document en lui-même; couplées avec un minimum de connaissance de l'état cytologique des insectes au moment de leur utilisation expérimentale, la possibilité d'une interprétation d'éventuels résultats positifs augmentera. Les tests de compétence des larves, donneuses ou réceptrices d'organes, devra encore améliorer les chances d'une interprétation.

Une série de donneurs variant par leur qualité et leurs organes, permettra une comparaison entre ces catégories s'ils sont utilisés sur des récepteurs homologues. Une série de récepteurs, échelonnée sur la période étudiée, permettra une comparaison de leur niveau moyen à cette date, s'ils reçoivent le même (ou les mêmes) broyat (s) d'organes . L'idéal, par ces principes n'a pu être, pour des raisons matérielles, intégralement respecté: il sous-entendait la disponibilité, à des moments bien tranchés, de gammes de donneurs et de récepteurs ne pouvant être obtenus qu'après des élevages complexes étalés sur un an et demi.

Le test d'efficacité d'une intervention correspond à la réponse du récepteur sous forme de mue, deux alternatives restant: le maintien en diapause ou la mort, cette dernière pouvant représenter une forme de réponse très indicative. Dans le cas d'une "réponse positive", le délai même de la

mue sera à considérer par rapport à un témoin ou à divers témoins, les différences relatives entre réactions pouvant correspondre au mode d'action même de l'intervention, lequel mode d'action n'aura de validité que pour une série de récepteurs d'état physiologique (position dans l'hiver) particulier.

La variabilité d'état physiologique dans la population des larves concernées gêne la précision des réactions. L'imprécision restera grande pour les récepteurs (une larve donne une réponse individuelle); elle sera restreinte pour les donneurs (les organes de plusieurs donneurs étant broyés ensemble pour une série d'injections).

En dehors des interventions "Pyrgomorphe sur Pyrgomorphe", quelques observations ont été faites sur des manoeuvres hétérospécifiques: Locusta sur Pyrgomorphe. On en tirera un début d'information sur la spécificité ou non des éventuelles substances injectées. Des substances synthétiques ou des extraits commercialisés n'ont pas été utilisés, pour des raisons économiques et parce qu'il a semblé prioritaire de connaître la différence de nature des larves prises comme "donneurs".

2.- TECHNIQUES

Les récepteurs représentent tous des larves à divers moments de leur diapause: stade V en majorité et stade VI, des deux sexes. Ils proviennent de captures sur le terrain: en fin octobre (1969), fin novembre (1970) et mi-mars (1970 et 71). La première date résulte du blocage de la population naturelle; la seconde correspond à la possibilité la plus précoce du maintien en survie d'une proportion appréciable des larves à température favorable à la mue; la dernière date est celle pour laquelle la presque totalité de la population a accompli son développement de diapause.

Les donneurs en diapause pour les deux premières dates sont contemporains des récepteurs; ceux pour mars ont été récoltés en janvier et conservés à 7° (avec l'appoint thermique signalé).

Les "donneurs actifs" pour les deux premières dates sont des larves élevées au laboratoire depuis l'éclosion, ayant franchi la "diapause estivale" et été conservées à 7° (33) pendant trois mois, puis réchauffées; elles muent en 8 jours dans le stade VI et sont utilisées au jour 5 de ce stade. Pour mars, les larves sont récoltées fin janvier, conservées à 7° puis

Dans le cas du donneur Locusta, employé pour des récepteurs de fin novembre et de mars, des larves du stade V (dernier) de 3 j. 1/2 (sur une intermue de 6 j.) sont utilisées.

La dissection des donneurs est accompagnée du stockage le plus court possible de leurs organes: cerveau sans les c. cardiaca d'une part, glandes ventrales sans corps gras d'autre part, dans un petit volume de liquide de Beadle glacé; ce liquide a été, dans les limites de tension sur la paroi de la salière, aspiré dans la seringue. Les organes sont écrasés dans un microbroyeur conique en verre frité, ensemble pour une série d'injections, dans les rapports de 4 cerveaux ou paires de glandes ventrales pour un récepteur. Le liquide introduit dans le montage seringue-aiguille correspond à autant de fois 2,3 µl qu'il y a de récepteurs prévus.

L'abdomen des récepteurs est pré-perforé avec une aiguille fine, entre deux pleurites : 4/5 èmes; l'aiguille de la seringue "Hamilton 705", de coupe transversale, est introduite par cet orifice et poussée tangentiellement jusqu'au niveau thoracique, entre hypoderme et tube digestif. La lumière de la seringue permet une lecture assurant une introduction de liquide en rapport avec les différences de taille (sexe et stade): de 2 à 2,5 µl.

Six catégories sont envisagées pour chaque date: injection de broyat de glande ventrale "active" / de cerveau "actif" / de glande ventrale "diapause" / de cerveau "diapause" / de liquide de Beadle (tém.) / non traitement (tém. absolu); pour une raison qui sera commentée plus bas, un 3 ème témoin a été réalisé fin octobre: pré-perforation avec une épingle puis introduction de l'aiguille d'injection sèche sur le trajet habituel. Entre 35 et 40 larves sont traitées dans chacune des 6 (- 7) catégories. Dès le traitement, les larves sont chauffées comme dans les élevages de contrôle habituels, sous 8 h. de photopériode: cette température assure l'expression de l'état "actif" sous la forme d'une mue, et la photopériode la défavorise légèrement. Survie ou mort et mue éventuelle sont notées quotidiennement.

Après pesée de lots de référence: larves de Pyrgomorphe et de Locusta, un calcul a amené à utiliser 4 cerveaux ou paires de glandes de cette espèce pour 50 Pyrgomorphes récepteurs; le rapport 4/1 est respecté.

L'utilisation de la glande ventrale, même supposée inactive, a donc été faite en supprimant toute connexion normale -comme sur un matériel voisin, mais non broyé, par STRICH-HALBWACHS (1959)-; la nécessité des relations anatomiques n'étant admise, actuellement, que pour les Diptères Cyclorrhaphes (POSSOMPES, 1953).

3.- R E S U L T A T S

A: Pyrgomorphe comme donneur

a) Récepteurs de fin octobre

Les larves de cette période sont capables de se maintenir en diapause à 82-84 % en salle d'élevage après 20 jours (89-94 % en chambre froide) à 8 et 16 h. d'éclairement; la mortalité est comprise entre 4 et 11 % selon les combinaisons.

Les animaux expérimentés le 1.11, de récoltes des 26-30 oct. (1970) se classent franchement en deux groupes:

- les 200 larves ayant reçu glandes ventrales actives, ou cerveau actif, ou glandes ventrales diapause, ou cerveau diapause ou la solution physiologique meurent de 1 à 5 jours après: 100 % de mortalité a fortiori en moins de 20 j..
- les 80 larves "témoin absolu" ou perforées montrent respectivement: 3 et 5 %, et 5 et 8 % de mortalité après 10 et 20 j.: le même faible niveau que les 4 % des élevages de routine à 8 h. en salle d'élevage.

Il ressort de cette réaction qu'une expérimentation n'est pas réalisable sur les larves de cette date, au moins en "condition humide". Des larves en début de diapause semblent ne pas supporter une perturbation de leur équilibre hydrique.

b) Récepteurs en fin novembre

Les larves de cette période sont capables de se maintenir en diapause à 44 et 28 % en salle d'élevage après 20 jours: sous 8 et 16 h. respectivement (94-89 % en chambre froide); la mortalité est, ppur ces 2 conditions: 55 et 67 % (6 et 11 % en chambre froide).

Pour cette série expérimentale, les animaux sont récoltés les 26-30 nov. (1969) et traités le 2 décembre. Les larves ne meurent pas systématiquement comme celles de fin octobre et ne muent pas rapidement comme celles de mars; on trouvera l'essentiel des réponses dans le tableau 34. On voit que, pour 5 des traitements, la mortalité comprise entre 47 et 55 % après 20 j. est comparable à celle donnée ci-dessus pour les élevages de routine; un des traitements, par contre, n'entraîne que 29 % de morts: l'injection de broyat de glande ventrale "active".

	pourcentages après 10 j.			pourcentages après 20 j.		
	mue	diapause	mortalité	mue	diapause	mortalité
gl. ventrale ACTIVE	18	70	12	69	2	29
cerveau ACTIF	0	75	25	42	3	55
gl. ventrale diapause	0	80	20	10	40	50
cerveau diapause	0	70	30	10	43	47
solution physiologique	0	79	21	0	48	52
témoin absolu	0	80	20	2	48	50

Tableau 34.- Réaction des larves de fin novembre à 6 traitements; situation après 10 et 20 j.; expression en pourcentages.

Le maintien en diapause, en tout cas l'absence de mue, concerne la même fraction des lots dans les limites de 10 j.; mais, entre 10 et 20 j., les traitements séparent deux groupes:

- sur les 80 larves ayant reçu glande ventrale ou cerveau "actifs", deux seulement restent en diapause.
- les 160 larves des traitements avec organes de donneurs en diapause ou témoins sont restées en diapause dans les proportions de 40-48 %.

Contrairement au matériel de fin octobre, une survie appréciable est constatée, et des mues traduisent une capacité de résistance aux traitements et d'évolution. "Après 10 jours", en fait, au 10 ème jour précisément, 18 % des larves du premier traitement muent, mais aucune des 5 autres. L'avance due à la réception de glande ventrale "active" est maintenue au 20 ème jour: 69 % et, à cette date, 42 % des récepteurs de cerveau "actif" ont mué. A égalité pour la réception des organes en "diapause" on enregistre 10 % de réaction, et 0-2 % correspond aux témoins. Le décalage de la réaction positive apparaît sur la figure 27 qui porte les fractions de larves muant chaque jour après l'intervention. Ainsi:

- les premières réactions positives sont enregistrées au 10 ème jour, c'est-à-dire un peu au-delà de la durée d'une intermue normale;
- les mues des injectés avec glande ventrale "active" ont lieu entre les jours 10 et 15; celles des injectés avec cerveau "actif": entre les jours 12 et 21;

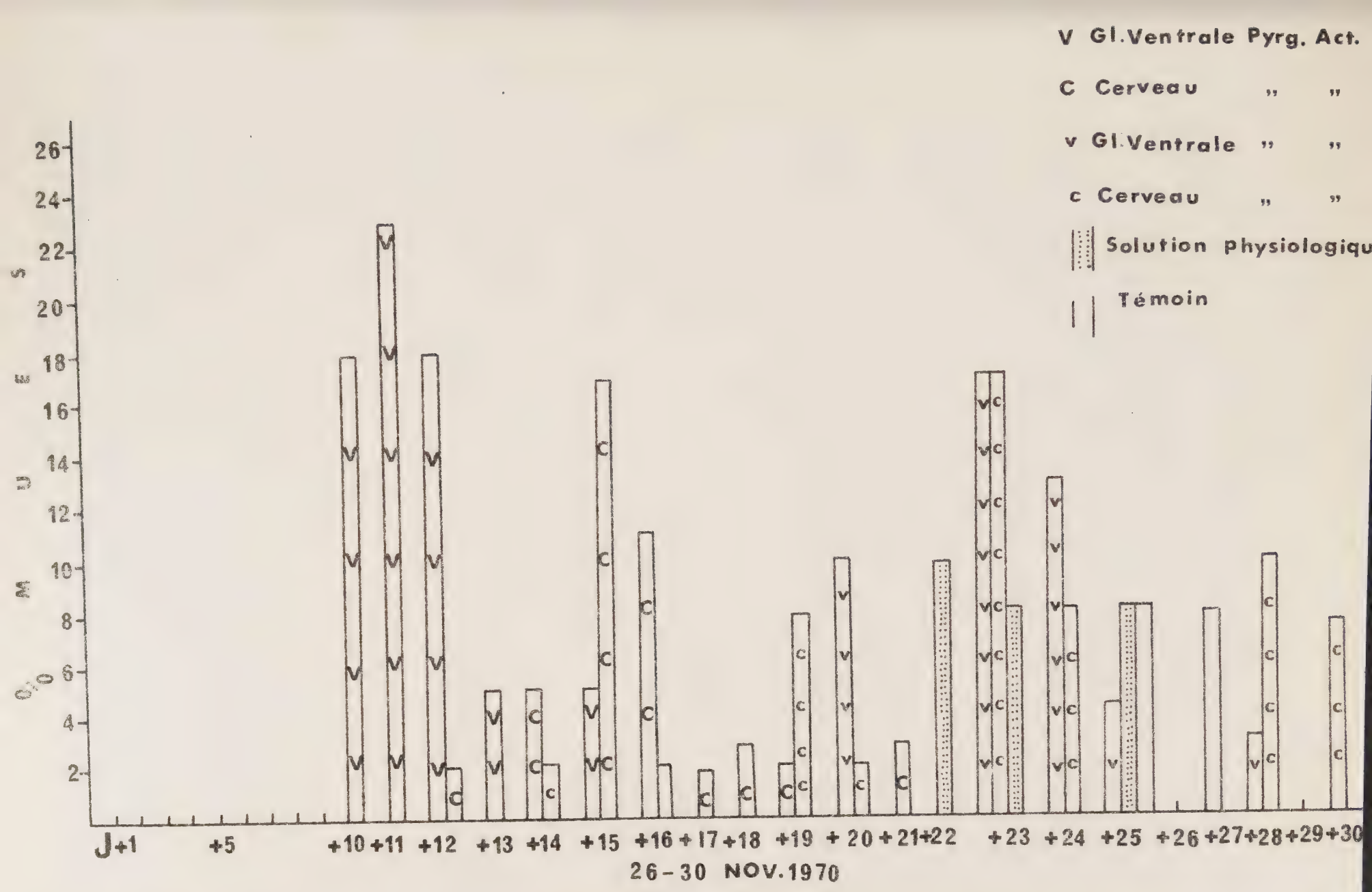


Fig. 27.- Mue après injection d'organes de Pyrgomorphe; récepteurs récoltés fin novembre; mues quotidiennes en % des larves traitées le jour J.

- les réactions avec glande ventrale "diapause" et avec cerveau "diapause" suivent;
- les réactions des deux témoins sont intercalées avec ces 2 catégories.

La moyenne des délais de réponse (cf. tableau 38) passe de 11,5 j. pour l'effet de la glande ventrale active, à 15,7 pour le cerveau actif, et à 23,2 pour le témoin absolu: les autres catégories sont voisines de celui-ci. Les organes de larves, actifs, s'ils n'induisent pas une mue avant un délai inférieur à celui de l'intermue normale, hâtent la réaction par rapport aux organes de larves en diapause. La glande ventrale, pour les 2 types de donneurs, la hâtent plus que le cerveau.

La persistance d'action des injectats n'est pas connue; les réactions tardives peuvent résulter d'interactions multiples et, seuls, d'ailleurs, les effets des 2 premiers organes sont significativement différents ($p < 0,001$) de l'effet de la solution physiologique; une telle validité n'est vraie que pour ces organes "actifs".

Une légère majorité des larves ayant mué continue son développement mais, environ 1/3 de ces larves sorties de diapause ne muent pas une seconde fois(ce qui doit leur arriver avant d'être adultes) et meurent; elles se trouvent, après leur réaction enregistrée, sans doute dans un état (de diapause ?) inadapté aux conditions de l'élevage.

c) Récepteurs de mi-mars

Pour cette période, seuls 5-4 % des larves avaient été reconnus aptes à se maintenir en diapause en salle d'élevage après 20 jours (et 30-58 % en chambre froide respectivement à 8 et 16 h.); la mortalité en condition chaude était de 28 et 18 % (plus élevée au froid: 40-38 %). Ceci résulte des élevages de routine de 1969.

Nous sommes, avec un tel matériel, à l'extrême limite de validité d'une expérience: situation symétrique de la première date retenue. De fait, les larves expérimentées le 19 mars, des 13-17 mars 1971, se sont trouvées un peu plus proches, encore, de la postdiapause. Le pourcentage des mues est élevé et celles-ci sont rapidement effectuées: dans les premiers 13 jours après l'intervention; le tableau 35 donne la situation à cette date, outre celles à 10 et 20 j. pour comparaison avec fin novembre.

La mortalité à 20 j. est, pour les témoins, du même ordre que celle indiquée ci-dessus; pour l'ensemble des traitements, les écarts les plus forts sont entre les récepteurs de glande ventrale active: 10 % et les récepteurs de cerveau en diapause: 41 % .

	% après 10 j.			% après 13 j.			% après 20 j.		
	mue	diap.	mort.	mue	diap.	mort.	mue	diap.	mort.
gl. ventrale ACTIVE	90	0	10	90	0	10	90	0	10
cerveau ACTIF	64	13	23	69	5	26	69	0	31
gl. ventrale diapause	40	42	18	75	5	20	75	0	25
cerveau diapause	54	18	28	59	8	33	59	0	41
solution physiologique	40	45	15	76	5	19	76	0	24
témoin absolu	55	32	13	85	0	15	85	0	15

Tableau 35.- Réaction des larves de mi-mars à 6 traitements; situation après 10 et 20 j. et en fin de mues: 13 j.; expression en %

Dans la limite des 20 j., aucune larve n'est restée en diapause, bien qu'après 10 j. les catégories les plus lentes aient montré la persistance de près de la moitié de l'effectif dans cet état; la seule catégorie pour laquelle aucune larve n'est restée en diapause en 10 j. est celle traitée avec la glande active.

La mue, à haute fréquence et rapide dans le premier traitement, un peu moins pour le second, et sans particularité nette pour les 4 derniers, paraît intéressante à situer en fonction du jour d'intervention: figure 28. On note:

- les premières réactions dès le lendemain des injections, ce qui traduirait l'aptitude spontanée d'un matériel en fin d'hiver, mais les deux lots témoins ne commencent à muer qu'au 4 ème jour.
- que toutes les larves ayant mué l'ont fait dans les limites de 13 jours (cf. mues des larves de fin novembre: du 10 au 30 èmes jours).
- la forme condensée de l'histogramme qui représenterait la réponse des injectés de glande active par rapport aux histogrammes des deux témoins.

La moyenne des délais de réponse (cf. tableau 38) passe de 4,1 j. pour l'effet de la glande ventrale active à 7,7 pour le cerveau actif comme pour le cerveau réputé "en diapause"; les trois autres catégories ont un même ordre de délai moyen: la glande ventrale "en diapause" n'amène pas de différence par rapport aux témoins.

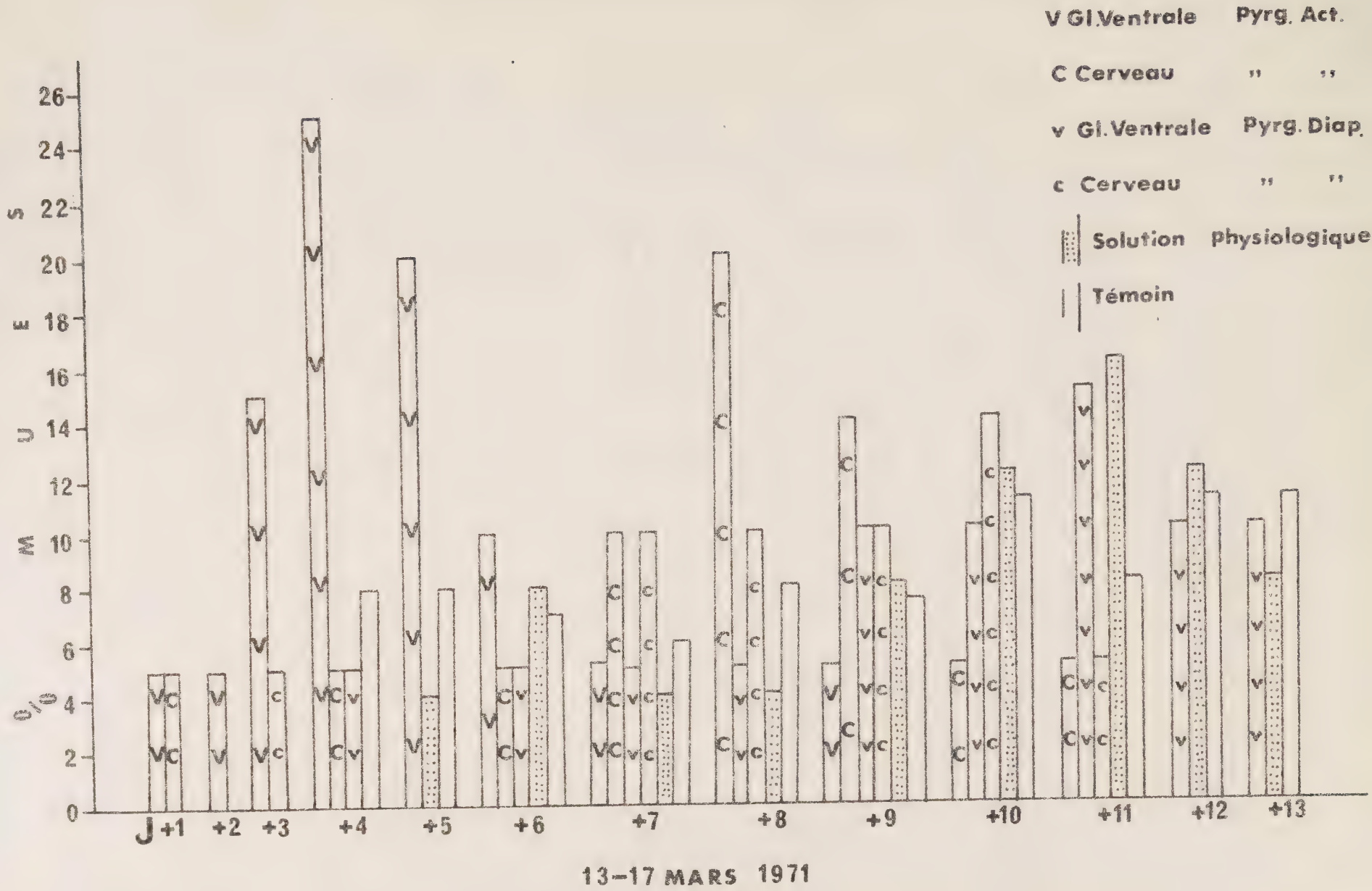


Fig. 28.- Mue après injection d'organes de Pyrgomorphe; récepteurs récoltés mi-mars (1971); mues quotidiennes en % des larves traitées le jour J.

Pour l'ensemble des combinaisons, seuls 4 % des animaux ayant mué se trouveront incapables de continuer leur développement: il n'y a pratiquement pas de retour à l'état de diapause.

B: Locusta comme donneur

A deux périodes pour lesquelles un matériel de capture était disponible en quantité relativement abondante, des essais sur l'effet d'organes d'une espèce ne présentant pas de diapause larvaire: Locusta migratoria, ont été faits. Au vu des résultats précédents la portée des observations suivantes est, de ce fait, restreinte.

Outre une information sur la non-spécificité vraisemblable de l'action, tout résultat sera à relier au seul état des récepteurs.

a' .- Récepteurs de fin octobre

Les larves récoltées dans les derniers jours d'octobre (1969) ont été traitées dès leur classement, dans les mêmes conditions que si elles recevaient des organes de Pyrgomorphe. Le volume des organes de Locusta broyés et injectés est comparable à celui des organes de Pyrgomorpha.

Quatre catégories sont envisagées: glande ventrale (active) / cerveau (actif) / solution physiologique / témoin absolu. 100 récepteurs sont utilisés pour chacune. Les larves, comme celles traitées à cette époque avec Pyrgomorphe (cf. 2 A a), se classent en deux catégories tranchées:
- les 300 larves ayant reçu l'un ou l'autre organe, ou simplement le liquide de Beadle, meurent dans les 5 jours suivants.
- Les 100 témoins non traités produisent 4 % de mortalité en 10 j. et 7 % en 20 j..

b' .- Récepteurs de fin novembre

Des larves récoltées fin novembre (1969) pour l'expérience d'injections avec Pyrgomorphe, un petit nombre: 25 individus par catégorie, a reçu des organes de Locusta.

Cette observation complémentaire n'est introduite ici que pour son résultat qui, comparé aux séries d'octobre et mars pour Locusta et à la série de novembre pour Pyrgomorphe, est cohérent malgré la faiblesse quantitative des opérés; les pourcentages donnés sont donc incertains.

La mortalité aux deux moments arbitraires 10 et 20 j. est très voisine de celle rencontrée dans l'injection intraspécifique: tableau 36.

	pourcentages après 10 j.			pourcentages après 20 j.		
	mue	diapause	mortalité	mue	diapause	mortalité
gl. ventrale	0	84	16	56	4	40
cerveau	0	72	28	36	8	56
sol. physiol.	0	79	21	0	48	52
témoin absolu	0	80	20	2	48	50

Tableau 36.- Réaction des larves de fin novembre à 4 traitements dont deux injections d'organes de Locusta; situation après 10 et 20 j.; expression en % .

Le maintien en diapause est absolu dans les 10 j. consécutifs aux traitements; c'est au 11 ème, en fait, que des mues se manifestent. Comme pour l'injection des organes de larves "actives" de Pyrgomorphe, la moitié des larves traitées avec organes de Locusta muent, l'autre moitié mourant; pour les deux témoins, la fraction correspondante reste en diapause.

La répartition des larves réagissant positivement couvre les jours 11 à 17, avec un décalage net entre les deux injections:

au jour 11,	12 %	de mue avec	glande ventrale
12	20	"	"
13	12	"	"
14	12	"	"
15	16 %	avec	cerveau
16	12	"	
17	8	"	

Avec toutes les réserves faites au sujet du nombre d'individus traités, cette observation a une valeur indicative d'un effet similaire entre organes de la larve sans diapause (Locusta) et d'un stade (Pyrgomorphe) sans diapause.

Le délai de réponse (cf. tableau 38) moyen est, ici: 12,4 et 15,9 jours pour la glande ventrale et le cerveau respectivement: très comparable à celui signalé pour l'observation Pyrgomorphe sur Pyrgomorphe (11,5 et 15,7 j.).

c' .- Récepteurs de mi-mars

Les larves récoltées autour du 14-15 mars (1970), sont traitées dès leur classement comme ci-dessus; les 4 mêmes catégories de 100 récepteurs sont envisagées.

La situation à 10 et 20 j., et à 13 j., date limite des mues observées, est donnée dans le tableau 37. La mortalité du témoin absolu à 20 j. est de 21 % (1970) (elle est de 28 % dans l'élevage de routine de 1969 et de 15 % dans le témoin de l'expérience de 1971); elle est à peine supérieure: 27 % avec le cerveau de Locusta, et inférieure: 5 % avec sa glande ventrale.

	%% après 10 j.			%% après 13 j.			%% après 20 j.		
	mue	diap.	mort.	mue	diap.	mort.	mue	diap.	mort.
gl. ventrale	93	2	5	95	0	5	95	0	5
cerveau	71	12	16	73	9	18	73	0	27
sol. physiol.	61	29	10	90	0	10	90	0	10
témoin absolu	52	38	10	79	9	12	79	0	21

Tableau 37.- Réaction des larves de mi-mars à 4 traitements dont deux injections d'organes de Locusta; situation après 10 et 20 j. et en fin de mues: 13 j.; expression en % .

Dans les limites des 20 j., aucune larve de ce matériel tardif n'est restée en diapause, la plupart ayant mué dans les premiers jours. Pour les deux témoins, environ 1/3 de l'effectif n'a pas mué dans les limites des 10 j. alors que 2 larves /100 persistent dans leur stade initial, seulement, après réception de glande ventrale, et 12 % après réception de cerveau.

La chronologie des mues est donnée dans la figure 29. Elle précise les données chiffrées arrêtées aux moments arbitraires du tableau:
- les premières réactions sont enregistrées dès le lendemain de l'intervention.
- toutes les larves ayant mué l'ont fait dans les limites de 13 j. .
- les limites absolues de la période de mue et le pic de chadun des 4 histogrammes la représentant pour les catégories envisagées montrent une différence favorable à l'idée que les organes injectés ont été efficaces dans le raccourcissement de la post-diapause.

La moyenne des délais de réponse (cf. tableau 38) passe de 5,4 j. pour les injectés avec glande ventrale à 6,9 pour ceux avec cerveau et à 8,3-8,6 pour les deux témoins.

L'emploi d'organes hétérospécifiques a entraîné des conséquences très voisines de l'emploi d'organes propres à Pyrgomorphe. On retiendra deux causes au moins d'imprécision possible, cependant: les récepteurs ne sont pas de la même année et l'équivalence quantitative des deux séries d'organes injectés est approximative.

		fin nov.(1970) donneurs: Pyrg. ou Loc.	mi-mars (1971) donneurs: Pyrgomorphe	mi-mars (1970) donneurs: Locusta
gl. ventrale ACTIVE Pyrg.	moyenne	11,5 ∓ 0,5	4,1 ∓ 0,5	
	variance	1,97	2,34	
cerveau ACTIF Pyrg.	moyenne	15,7 ∓ 1,0	7,7 ∓ 0,9	
	variance	3,87	6,27	
gl. ventrale diapause Pyrg.	moyenne	23,0 ∓ 0,8	9,7 ∓ 1,0	
	variance	4,57	6,74	
cerveau diapause Pyrg.	moyenne	25,2 ∓ 2,2	7,7 ∓ 0,9	
	variance	17,66	6,27	
gl. ventrale ACTIVE Loc.	moyenne	12,4 ∓ 0,4		5,4 ∓ 0,3
	variance	1,01		6,66
cerveau ACTIF Loc.	moyenne	15,9 ∓ 0,5		6,9 ∓ 0,8
	variance	0,69		6,10
solution physiologique	moyenne	22,2 ∓ 1,2	9,8 ∓ 0,8	8,3 ∓ 1,0
	variance	4,69	5,68	9,90
témoin absolu	moyenne	23,2 ∓ 1,7	8,8 ∓ 0,5	8,6 ∓ 1,0
	variance	14,41	8,90	9,32

Tableau 38.- Délais des mues; jours après traitement:moyenne, erreur standard et variance.

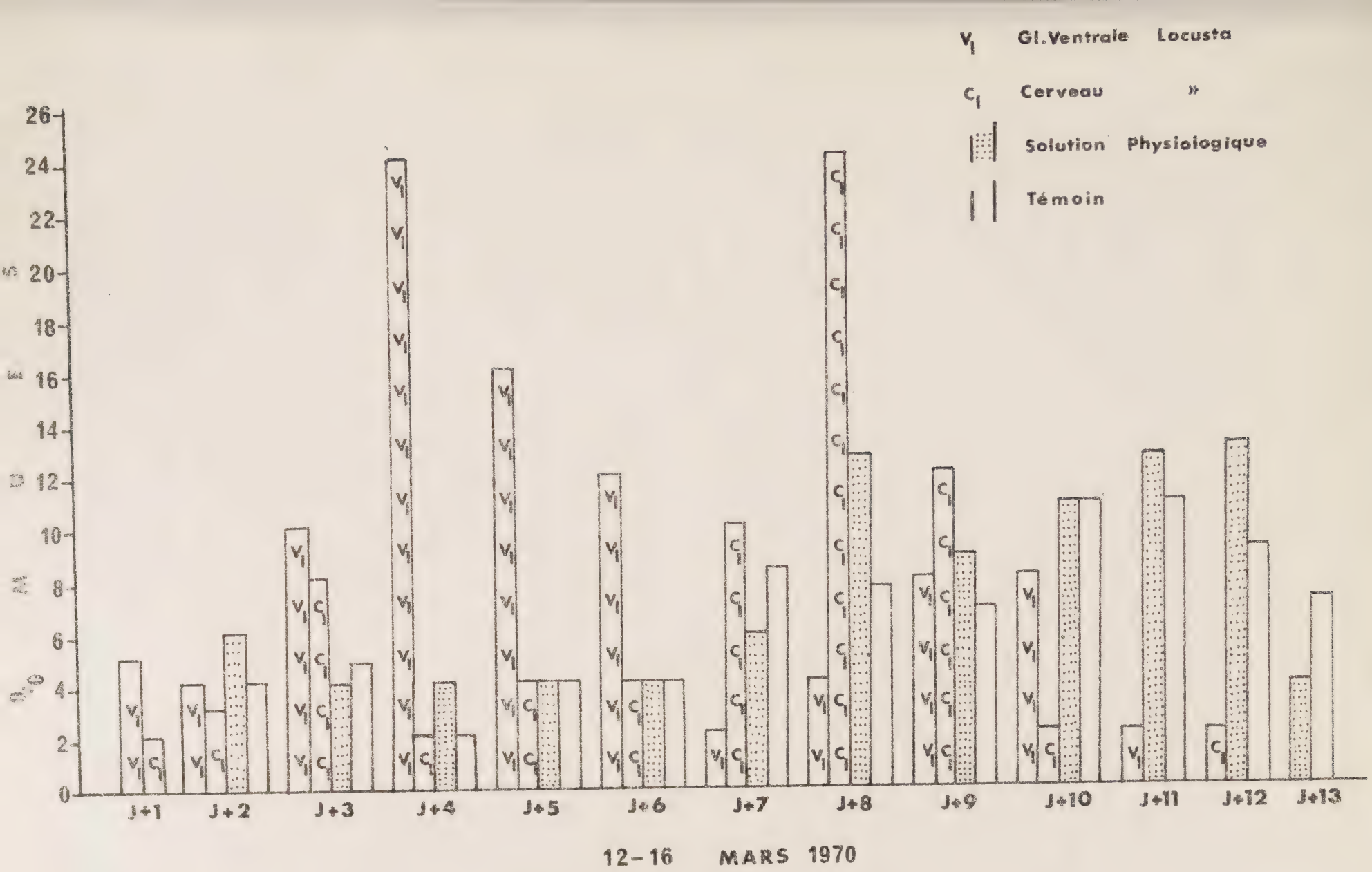


Fig. 29.- Mue après injection d'organes de Locusta; récepteurs récoltés mi-mars (1970); mues quotidiennes en % des larves traitées le jour J.

4.- INTERPRETATION

a) Nous avons, au cours des observations, accordé quelque importance à la mortalité; déjà, dans les élevages concernant les deux stades particuliers, il semblait apparaître qu'elle était d'autant plus fréquente que les larves étaient soumises à une condition éloignée de celle du terrain, en tenant compte du cycle biologique. Les témoins "absolus", dans la séquence fin octobre-fin novembre- mi-mars ont subi une mortalité, aux 10 ème et 20 ème jours de : 3-5, 20-50, 13-15 %. Compte-tenu de ce que nous savons des élevages de routine, la première donnée est liée à une diapause intense, assurant une résistance aux conditions thermiques adverses de la salle d'élevage, au moins pour ces délais; la mortalité s'accroissant rapidement dans les premières semaines pour fin novembre est liée à une diapause moins forte qui exigerait le maintien à faible température pour la survie; le niveau de diapause, devenu très faible mi-mars, représente des animaux dont une forte proportion est, maintenant, adaptée à de (plus) fortes températures : la mortalité n'augmente guère avec le temps.

Outre cette cause vraisemblable de mortalité, qui se retrouve pour chaque lot expérimental, chacun de ces lots peut entraîner une cause particulière de mortalité. Sans doute, celle-ci a-t-elle des causes difficilement diagnosticables, et un début d'analyse factorielle n'est guère possible actuellement. SELLIER (1954), sur un Grillon à diapause larvaire, signale 63 % de mortalité par implantation de cerveaux (5-6) au 10 ème jour après son déclanchement. Il est, cependant, tout à fait remarquable que le témoin "solution physiologique" a entraîné une mortalité complète et quasi-immédiate en fin octobre (et non 3 % en 10 j.) tandis que, pour les deux autres périodes, la mortalité pour ce témoin est presque identique à celle liée au "témoin absolu". Ainsi, les organes injectés peuvent n'être pour rien dans la même mortalité complète et rapide de fin octobre. En début de diapause (= en forte diapause), l'organisme semble incapable de réguler une soudaine perturbation de son milieu hydrique. On rapprochera cette proposition interprétative des remarques de BODINE (1921) sur la teneur plus faible en eau des larves en diapause chez Chortophaga.

b) Il reste que la mue a été prise comme signe de sortie de diapause. Apparemment, une mue n'a pas forcément tout à fait la même signification quant au fond de la question. Ainsi, certaines mues provoquées ont été

suivies du rythme normal mue-intermue mais d'autres ont mené à des stades restant bloqués: beaucoup plus pour les larves de fin novembre que ultérieurement. D'autre part, des larves expérimentées muent et meurent immédiatement, certaines même ne se dégagent pas de l'exuvie et, à la limite, la réaction positive est enregistrée en observant de près le décollement de l'ancienne cuticule; là encore, leur fréquence est bien plus élevée pour fin novembre. Il est plausible d'interpréter ces deux types de réactions comme traduisant l'effet positif de l'intervention sur une larve qui était très engagée dans sa diapause. Un tel antagonisme (entre l'effet dynamogène de l'organe testé et l'état du récepteur) manifesté par la mort ou le non développement ultérieur, doit traduire une grande efficacité de l'organe injecté.

c) L'évolution des récepteurs est nette: outre les mortalités discutées plus haut, une latence moyenne réduite des réponses positives est le signe de la proximité d'une sortie de diapause. De toute façon, l'élevage mensuel, dans un chapitre précédent, nous avait renseigné à ce sujet. Certains des résultats nets de fin novembre sont à mettre en parallèle avec ceux signalés par WILLIAMS (1946, 1947, 1952): sur Cecropia. Du point de vue d'une démonstration nette à rechercher, un moment optimal pour l'expression de l'efficacité relative des organes testés est sans doute à trouver en fonction de l'état moyen du "développement de diapause" des récepteurs.

d) L'évolution des donneurs n'est appréciable, ici, que par la comparaison des deux groupes "actif" et "en diapause". Pour les deux périodes considérées, on se reportera aux tableaux montrant bien que chacun des deux organes "actifs" a entraîné une réponse quantitativement plus forte que les deux organes correspondants "en diapause"; la latence de la réaction confirme le fait que des substances actives sont amenées exclusivement (par rapport au témoin) ou en plus grande quantité, ou sous une forme plus intégrale, par les broyats de larves d'un stade actif.

Ces expériences doivent être prises avec leur valeur indicative, et non comme fournissant des normes absolues. Le choix des récepteurs et des donneurs a été limité pour plusieurs raisons pratiques. Le prélèvement du cerveau et de la glande ventrale des "actifs" s'est fait simultanément, alors que le premier pourrait être au maximum de ses capacités avant que les glandes y soient. De la même façon, la qualification de"donneurs en diapause"

pour mi-mars est criticable: après leur conservation au froid ils étaient, en fait, au-delà du niveau des donneurs de fin novembre.

e) Dans l'ensemble, les efficacités (proportion de réaction et latence) décroissent des broyats "actifs" aux broyats "diapause" , dans l'ordre glande ventrale à cerveau, et les témoins sont sensiblement situés au-delà. Sinon l'efficacité des organes, au moins la résultante globale montre encore une plus grande réactivité des récepteurs de fin d'hiver. Une bonne connaissance de la part due au donneur et due, séparément, au récepteur, demanderait encore d'autres expériences.

On peut, sans doute, accorder une attention aux limites de latence. Les témoins de fin mars (fin de diapause et peut-être même quiescence thermique de post-diapause) ne muent pas avant 4 jours: 8,8 j. en moyenne. Ce délai est raccourci au maximum à un jour (moyenne: 4,1 j.) avec la glande ventrale active: cet organe est efficace; ces mêmes récepteurs de fin mars montrant un délai maximum de 13 j. (moyenne: 8,8 et 9,8) avant que le dernier témoin ait mué.

En regard de cette période dans laquelle toutes les réactions positives étaient enregistrées, on opposera la période de 10 à 30 j. post-opératoire qui marque les réactions des récepteurs de fin novembre; les témoins qui ont mué l'ont fait du 16 au 27 ème jour (moyenne: 23,2 j.). C'est bien par rapport à cette référence qu'il faut juger des délais de mue après injection de broyats. L'efficacité relative que l'on cherche à établir n'a de sens que si l'on connaît la latence de l'échantillon testé, c'est-à-dire une expression de leur "développement de diapause"; celui-ci, par des mécanismes neuro-humoraux à plusieurs relais, est traductible en termes de temps nécessaire pour l'accomplissement des dernières étapes de l'intermue. Tout raccourcissement significatif d'un tel délai de l'échantillon (témoin) doit être pris comme lié à l'introduction dans la chaîne, d'une substance qui ne s'y trouvait pas encore.

f) L'utilisation parallèle d'organes de Locusta appelle les remarques suivantes: le matériel injecté peut être d'une autre année que celui employé dans le document principal, la précaution d'équivalence quantitative (sur une base pondérale) peut ne pas avoir été le reflet des activités, le choix du moment de l'intermue peut, pour les deux donneurs, ne pas faire coincider les efficacités. Ces restrictions étant faites, et en continuant à ne rechercher que des différences relatives, on notera un parallélisme étroit entre

les effets des organes d'un Acridien sans possibilité de diapause larvaire et ceux des larves sans diapause de Pyrgomorphe. L'absence de spécificité n'est, finalement, pas étonnante si l'on se rapporte aux échanges hétérospécifiques réalisés par divers expérimentateurs entre genres ou familles voisines. Une confirmation de ce point permettrait l'économie des animaux pris comme donneurs; à ce point de vue, une telle manoeuvre se rapproche de l'emploi de substances extraites ou synthétisées restreint l'investigation aux différences à rechercher entre récepteurs.

D/ DISCUSSION : SITUATION ENDOCRINE PENDANT LA DIAPAUSE

La question est complexe, et peu d'informations sont disponibles dans d'autres exemples. Elle doit couvrir le vaste champ du déterminisme de la mue, auquel s'ajoute le problème de l'adaptation physiologique d'une intermue à un climat hors des normes. Aussi, seuls les points les plus saillants rencontrés ci-dessus seront introduits, couvrant si possible côte à côte les deux voies d'approche, cytologique et expérimentale, du sujet.

1.- Nous avons vu que le cerveau en début d'hiver ne pouvait pas être testé dans ses capacités du fait de la non-résistance des récepteurs au support liquide employé. Le matériel récepteur ayant montré une réaction largement variée est celui de fin novembre; à ce moment, le cerveau "diapause" entraîne 10 % des larves à muer et 43 % à rester dans leur état, en 20 j.: le rapport est à peu près inversé pour l'effet de cerveau "actif" : 42 % et 3%. Le contraste est très faible, par contre, dans l'expérience de fin mars: à la fois parce que les récepteurs sont la plupart en post-diapause et parce que les "donneurs diapause" eux-mêmes, ont continué une évolution parallèle en chambre froide.

Le seul signe qui ait attiré l'attention, comme changement dans la structure du cerveau, concerne la neurosécrétion protocérébrale. Pendant la période de grande intensité de diapause, aucune cellule A n'est identifiable: cette situation persiste au moins jusqu'à fin janvier. Simultanément, les corpora cardiaca, connectés par des nerfs eux-mêmes non porteurs de grains, contiennent sensiblement moins de neurosécrétion qu'avant et après la diapause. Aux "donneurs diapause" utilisés fin mars correspond la structure cérébroïde décrite d'après le matériel de terrain, dans lequel une partie des cellules A contient une sécrétion et où un écoulement est commencé.

Au-delà de cet état, et en contraste complet avec le cerveau de fin novembre, le cerveau des donneurs "actifs" , âgé de 5 jours , contient un grand nombre de cellules A pleines, menant à des nerfs assurant un écoulement abondant dans des c. cardiaca eux-mêmes chargés. Ces divers états ont été décrits dans le cycle des deux types d'intermue.

2.- Une répartition des cellules neurosécrétrices n'a pas été recherchée à travers l'ensemble des structures nerveuses, comme il eut été plausible de le faire après Delphin, Popov ou Chalaye sur des genres voisins. Etant donnée l'importance reconnue de la pars intercerebralis dans le déclanchement de la mue, seule celle-ci a été envisagée.

Des types cellulaires distingués ailleurs, la catégorie "cellules A" est la seule pour laquelle des changements nets ont été observés; la définition de ce type correspond à celle faite sur le matériel le plus voisin par HIGHNAM ou GIRARDIE. L'interprétation de ce dernier, opposée à celle de HIGHNAM, également conforme aux propositions de divers autres auteurs, à savoir que le type A est la phase active d'une cellule au repos à l'état B, semble totalement acceptable ici.

La présence d'une neurosécrétion abondante dans les c.n.s. est devenue, pour la plupart des auteurs, le signe d'un manque d'utilisation de cette substance, traduisant alors un état de repos relatif; dans certains cas de diapause (affectant éventuellement des stades non larvaires), une forte charge en neurosécrétion est effectivement constatée; il semble que celà soit associé à une "diapause facultative". Dans le cas du long arrêt de développement du stade V de Pyrgomorphe, l'absence complète de sécrétion dans les cellules, pendant les premiers mois de l'hiver, doit être un autre signe, au moins aussi évident, de l'inactivité à ce moment. L'absence de grains en aval et une diminution de la substance dans le "réservoir" sont, alors, une conséquence cohérente de l'état du cerveau. En rapport avec la diapause larvaire facultative de Lucilia, FRASER (1959) constate que, des différents types de c.n.s. du cerveau, certaines en repos pendant la diapause, deviennent actives lors de sa rupture; il interprète leur production comme celle agissant sur la glande prothoracique. Des faits analogues sont décrits par CHURCH (1955) sur Cephus.

3.- Que représente cette sécrétion dans l'économie de la mue? Des variations en ont été signalées par divers auteurs, en rapport avec plusieurs états physiologiques; nous avons noté sa disparition en fin d'intermue normale. A-t-elle un rapport avec l'hormone thoracotrope ? Est-ce le facteur-clef qui, pour le cerveau "actif" avait été responsable de la différence des réponses

notée vis-à-vis du cerveau "diapause" ? Bien sûr, ces deux cerveaux doivent être distinguables par d'autres critères non recherchés ici. Enfin, les cerveaux de Pyrgomorphe utilisés, du fait de leur taille, étaient entiers, amenant dans le broyat bien d'autres choses que la neurosécrétion décrite.

Si une "hormone thoracotrope" vient, du cerveau, induire l'activité de la glande ventrale par voie hémolymphale, quel peut être le rôle de l'innervation de cette glande: antagoniste, synergique ? Une telle innervation, depuis divers centres de la chaîne nerveuse, est décrite dans des Ordres différents; elle est signalée comme nécessaire à une activité normale mais l'interférence entre les deux commandes postulées n'est pas clairement élucidée, y compris chez la Blatte (HERMAN, 1967). L'approche expérimentale concernant le niveau de la glande ventrale, dans ce travail est, de ce fait, très partielle.

Quoi qu'il en soit de la relation entre le cerveau et d'autres centres et la glande ventrale, il a été reconnu dans les expériences citées que celle-ci entrainait une fréquence de mues plus élevée que celui-là; une confirmation de l'ordre fonctionnel dans la chaîne des réactions est donnée par un délai plus faible pour les mues induites après injection de glande par rapport aux réactions déclanchées par le cerveau. L'interprétation générale dans nos expériences consiste à considérer que le cerveau (actif) injecté va déclancher l'activité de la glande du récepteur, et que ce délai est supprimé par l'injection directe de la glande ventrale (active).

4.- Comme pour le test des cerveaux, le test des <u>glandes ventrales</u> ayant amené les réponses les plus claires (en raison de l'aptitude des récepteurs) concerne l'expérience de fin novembre. A ce moment, la glande ventrale "diapause" entraîne 10 % des larves à muer et 40 % à rester en diapause, en 20 j.; pour l'effet de la glande ventrale "active" : 69 % et 2 % . Les donneurs utilisés fin mars, dont il a été dit que le cerveau avait une activité justifiable par leur traitement montrent par contre, pour la glande, encore une distinction avec le donneur "actif"; nous croyons justifier la différence des effets (relatifs) entre cerveau et glande ventrale en estimant que celui-là amorce sa reprise d'activité (post-diapause) avant celle-ci.

Le signe cytologique accessible en microscopie optique, pour une substance de nature inconnue (un stérol n'étant plus considéré actuellement comme synthétisé dans la glande) montre un bon contraste entre les deux glandes utilisées. La taille des cellules, pendant les premiers mois d'hivers est

remarquablement faible et leur cytoplasme ne contient pas de sécrétion évidente. Aux "donneurs diapause" utilisés fin mars correspond une augmentation de la hauteur des cellules dont le noyau est structuralement différent. Si l'on oppose les signes de repos de la glande ventrale et du cerveau, dans l'état de diapause, aux signes d'activité antérieure et ultérieure, & si l'on compare cette séquence d'intermue à celle du stade normal, on est amené à considérer que la diapause est introduite comme un phénomène propre à la fin du premiers tiers de l'intermue pour un stade particulier.

L'état de la glande "active", âgée de 5 j./9, dénote des signes de production d'une substance par la taille, la vacuolisation, les espaces intercellulaires. La position des états contrastés rappelés ici a été donnée pour les deux types d'intermue.

Des précisions sur l'état des glandes actives et à divers moments de la diapause sont données, sur ce matériel (GUELIN, 1971), et une interprétation est proposée sur la nature de la substance produite. L'intervention d'un troisième site, producteur de l'ecdysone, n'a pas donné lieu à des observations (cf. LOCKE, 1969).

5.- Les trois réactions notées à la suite des traitements correspondent, pour une grande part, à l'hétérogénéité d'un matériel récepteur. La technique consistant à broyer ensemble la série des organes injectés réduit le plus possible celle liée aux différences entre donneurs. Tout travail portant sur une diapause entraîne l'observateur à devoir compter avec une variabilité; elle doit être de nature graduée, liée à des proportions distinctes de substances en cause mais, au-delà des seuils, les réponses entraînées prennent une expression qualitative: diapause ou développement. L'isolement de certains paramètres d'une variabilité globale n'a pas été recherchée: elle reste, dans ces observations, une limite à la précision désirable dans l'effet dynamogène recherché des substances neuroendocrines postulées. L'évidence d'une hétérogénéité a été, au demeurant, rencontrée nettement pour le cerveau de mi-mars.

6.- Les questions posées par la diapause hivernale de Pyrgomorphe se présentent assez largement sous la forme abordée par FUKUDA (1940). Une réserve est faite pour les corps allates, qui n'ont pas été envisagés comme agents impliqués directement dans la diapause: contrairement à l'intérêt que leur a porté HIGHNAM (1958) chez la larve de Mimas.

Aux réserves déja faites sur la relation entre la neurosecrétion A et l'hormone thoracotrope (homologuées par divers auteurs), on ajoutera que la fonction de stockage dans les corps cardiaques reste, ici, quantitativement imprécise - et qu'elle donne lieu à des interprétations sensiblement distinctes (cf. NAYAR, 1956; JOHANSSON, 1958).

1.- Il est vérifié que, selon Grassé, Pyrgomorpha conica OLIV., représentant unique des Pyrgomorphidae en Europe, hiverne à l'état de larve, fait exceptionnel chez les Acridiens. Une station sableuse, près de Hyères (Var), héberge une population assez dense de l'espèce et a été régulièrement échantillonnée.

2.- L'éclosion y a lieu en juin-juillet; un stade persiste environ deux semaines, sauf en août et début septembre où il se développe plus lentement, et de fin septembre à fin mars où les larves hivernent, sans muer; un ou deux stades en avril, précèdent la mue imaginale.

3.- Au cours de l'évolution larvaire, la proportion des femelles s'élève à 71 % de juillet à septembre, reste stable jusqu'en décembre et décroît vers 46 % à la mue imaginale. Les longues photopériodes semblent responsables de la première partie de cette évolution, le froid de la seconde.

4.- L'élevage au laboratoire est possible et peut être soumis à des conditions caractérisant des saisons contrastées. Les femelles pondent une dizaine de jours après leur mue imaginale, 2,7 oothèques en moyenne si elles ont régulièrement hiverné comme larves; une diapause embryonnaire n'a pas été observée. Non fécondées, les 2/5 de leur ponte sont effectués correctement, de laquelle la majorité des embryons est viable.

5.- L'adjonction d'une strie oculaire à chaque mue et la croissance des ptérothèques et des genitalia montrent que les femelles traversent 6, 7 ou 8 stades larvaires et les mâles 6 ou 7. Le fémur postérieur, pris comme indicateur de taille, possède un coefficient de croissance plus élevé chez la femelle que chez le mâle (d'un même type de croissance) et chez les individus (d'un même sexe) à faible nombre de stades.

6.- Pour chaque sexe, la taille croissante des oeufs est accompagnée d'une diminution du nombre des stades, comme montré par Albrecht chez des Acridiens "phasaires". Un groupement des adultes entraîne une forte proportion des larves de la génération suivante à passer par le petit nombre de stades.

7.- L'élevage sous diverses conditions montre qu'à une température les 3 premiers et les 2 derniers stades se développent à des vitesses voisines, que le 4ème dure 2-4 fois plus, que le 5ème exige un refroidissement de plusieurs mois (pour le type à 7 stades).

8.- Une souche égyptienne, comparable à celle observée par Ibrahim, polyvoltine, montre une croissance avec pratiquement, un stade de moins, cette croissance dépendant encore de la densité parentale mais aussi de la photopériode: sous jours courts, le nombre de stades augmente. Simultanément, une diapause de type hivernal est conditionnée par les jours courts.

9.- Les larves en "diapause estivale" d'août-septembre quittent cet état en plus forte proportion pour un échantillonnage tardif de la population et par traitement sous une photopériode intermédiaire. Cette sortie, par mue, correspond à l'entrée dans le stade de diapause hivernale.

10.- Plus de 99,6 % des larves du terrain interrompent ainsi leur développement avant septembre-octobre, et 93 % des larves de septembre -même très chauffées au laboratoire- entrent en diapause hivernale, quasi-obligatoire et nécessaire à la fertilité des adultes extérieurs. Des récoltes d'octobre à mars, soumises à 4 types de traitement, montrent une diapause au maximum de son intensité fin novembre et terminée, pour la presque totalité de la population, fin mars. La résistance au chauffage est faible pour les échantillons de novembre-janvier; celle notée à 7° avec un court appoint thermique quotidien est très bonne.

11.- La sortie de diapause, traduite par la mue, est facilitée si des jours longs accompagnent le chauffage ou si une courte photopériode est associée à la température d'hibernation. Considérant les périodes de diapause hivernale et de post-diapause, le maximum de succès dans la poursuite du développement est obtenu avec des larves du terrain de fin janvier soumises à 40 jours de froid ultérieurs puis chauffées sous longue photopériode.

12.- Compte-tenu de l'extension de la période d'éclosion et la variabilité dans l'intensité de la diapause d'hiver, dans les populations naturelles et expérimentales, le couplage des deux phases d'arrêt de développement semble être un système jouant, comme pour un autre Acridien de cette région (Verdier), dans la synchronisation des individus.

13.- L'étude anatomique de l'espèce confirme l'existence de nerfs des corpora cardiaca III et d'une innervation des glandes ventrales depuis le ganglion sous-oesophagien: deux structures dont la signification n'a pas été considérée dans ce travail.

14.- Des variations d'activité des cellules A-B (selon l'interprétation admise par Girardie) sont enregistrées, dans la pars intercerebralis, et mises en parallèle entre un stade actif et celui à diapause hivernale. Entre octobre et janvier, aucune activité n'est notée; une sécrétion caractérise les cellules A à partir de mi-mars, augmentée par chauffage de ces larves, et s'écoule le long des nerfs des corpora cardiaca I.

15.- Un matériel, également fuchsinophile, est rencontré à tout moment,-pour les stades actifs et en diapause- dans les corpora cardiaca, mais en moins grande quantité pendant la diapause.

16.- Une observation histologique simple des glandes ventrales a été faite, aux mêmes dates, sur un stade actif et celui en diapause. Ces glandes montrent un épithélium bas et des noyaux compacts entre octobre et janvier, correspondant à un état rencontré pour le stade actif. Les larves de mars, chauffées, entrent immédiatement en activité, les rendant homologables, pour cet organe, aux larves sans diapause vers leur fin d'intermue.

17.- La réaction de larves récoltées à trois moments de l'hiver a été recherchée après injection de broyats de cerveau ou de glande ventrale de donneurs en activité ou en diapause. Les larves de fin octobre (en diapause intense) ne résistent pas à ces traitements (cf. Sellier) ni même à l'injection d'un liquide physiologique, sans doute en raison d'une incapacité, liée à leur état, de régulation hydrique.

18.- La résistance à ces traitements est assez grande pour les larves de fin novembre dont une forte proportion montre une rupture de diapause: spécialement après réception d'extrait de glande active, moins pour l'extrait de cerveau actif, faiblement pour ces organes provenant de donneurs actifs. L'état du cerveau ainsi testé rappelle des effets obtenus par Williams.

19.- Les larves de mi-mars (dont le développement de diapause est avancé ou terminé) réagissent, dans une certaine mesure, en confirmation des faits précédents. Cerveau et glande ventrale de Locusta (jamais en diapause) ont des efficacités relatives parallèles à celles des organes correspondants de Pyrgomorphes actifs, bien mises en évidence sur des récepteurs de novembre lorsque l'on tient compte de la relation pondérale entre les larves des deux espèces

---

B I B L I O G R A P H I E

ABOU-ELELA R., 1969.- Relation entre la taille des oeufs et le type de croissance larvaire chez Pyrgomorpha conica OLIV. (Orth.Acr.). C.R.Ac.Sc., 269, 2586-2589.

ALBRECHT F.O., 1953.- The anatomy of the Migratory Locust. Londres, Athlone Press. 118 pp. .

ALBRECHT F.O., 1955.- La densité des populations & la croissance chez Schistocerca gregaria FORSK. & Nomadacris septemfasciata SERV.; la mue d'ajustement. J.Agr.trop. Bot.appl., 2, 109-192.

ANTONOIU A., in UVAROV, 1966 & communication personnelle.

ARENES J., 1928.- Les associations végétales de la Basse-Provence. Mirecourt, Chassel. 248 pp. .

BEI-BIENKO G.Y. & MISHCHENKO L.L., 1951.- Saranchevye fauny SSSR i sopredelnikh stran. Izd.Akad.Nauk SSSR, Moskva. 2 vol., 667 pp. .

BODENHEIMER F.S. & al., 1929.- Studien zur Epidemiologie, Oekologie u. Physiologie der afrikanischen Wanderheuschrecke (Schistocerca gregaria FORSK.). Z.angew.Ent., 15, 435-557.

BODINE J.H., 1921.- Factors influencing the water content & the rate of matabolism of certain Orthoptera. J.exp.Zool., 32, 137-164.

BOLIVAR I., 1884.- Monografia de los Pirgomorfinos. Madrid, De Fortanet. 154 pp. .

BRAUN-BLANQUET J., ROUSSINE N., NEGRE R., 1951.- Les groupements végétaux de la France méditérranéenne. Paris, CNRS. 297 pp. .

BURNETT G.F., 1951.- Observations on the life-history of the Red Locust, Nomadacris septemfasciata SERV. in the solitary phase. Bull.ent.Res., 42, 473-490.

CANTACUZENE A.M., 1968.- Différenciation des caractères sexuels mâles de deux Acridiens après implantation de corps allates pendant les derniers stades larvaires. C.R.Ac.Sc., 267, 749-752.

CANTACUZENE A.M. & GIRARDIE A., 1970.- Caractères sexuels des adultes prothétéliques mâles obtenus par allatectomie de Locusta m. migratorioides. C.R.Ac.Sc., 270, 2465-2468.

CHALAYE D., 1967.- Neurosecrétion au niveau de la chaîne nerveuse ventrale de Locusta m. migratorioides R.& F. . Bull.Soc.Zool.Fr., 92, 87-108.

CHURCH N.S., 1955.- Hormones & the termination and reinduction of diapause in Cephus cinctus NORT. . Canad.J.Zool., 33, 339-369.

CHOPARD L., 1943.- Faune Empire français. I.- Orthopteroïdes de l'Afrique du Nord. Paris, Larose. 450 pp. .

COLEMAN L.C., 1911.- The jola or Deccan grasshopper (Colemania sphenarioides BOL.). Bull.Dept Agr.Mysore (Ent.) n° 2, 43 pp. .

DANILEVSKII A.S., 1957.- Photoperiodism kak faktor obrasovaniia geographitcheskikh ras ou nasekomykh. Ent.Obozr., 36, 5-27.

DELPHIN F., 1965.- Histology & possible functions of neurosecretory cells in the ventral ganglia of Schistocerca gregaria. Trans.R.ent.Soc., 117, 167-214.

DUARTE A.J., 1938.- Problems of growth of the African Migratory Locust. Bull. ent.Res., 29, 425-456.

DUPONT-RAABE M., 1964.- Nouvelles recherches sur la neurosecrétion chez les Insectes. Ann.Endocr., 25, 107-112.

EMBERGER L., GAUSSEN H., KASSAS M., DE PHILIPPIS A., 1962.- Carte bioclimatique de la zone méditérranéenne. Paris, UNESCO & Roma, FAO. 60 pp., cartes.

FRASER A., 1959.- Neurosecretion in the brain of the larva of the sheep blowfly, Lucilia caesar. Quart.J.micr.Sci., 100, 377-399.

FRY F.E.J., 1958.- The lethal temperature as a tool in taxonomy. Paris, UISB Colloque n° 24, 205-219.

FUKUDA S., 1944.- The hormonal mechanism of larval moulting & metamorphosis in the silkworm. J.Fac.Sc.Imp.Univ.Tokyo (IV), 6, 477-532.

GEISPITZ K.F., 1949.- Svet kak faktor, rigouliroi ou ohtchii tsikl razvitiia sosnovogo cholkopriada. Dokl.Akad.Nauk CCCP (n.ser.), 68, 781-784.

GEISPITZ K.F., 1953.- Reaktsiia monovoltinykh tchechouckrylykh na prodoljitel' nost'dnia. Ent.Obozr., 33, 17-31.

GIRARDIE A. & GIRARDIE J., 1966.- Etude histologique, histochimique & ultrastructurale de la pars intercerebralis chez Locusta migratoria (Orth.). Zeitschr.Zellf., 78, 54-75.

GRASSE P.P., 1924.- Notes sur quelques Orthoptères français. II.- Le cycle annuel des Acridiens. Bull.Soc.Ent.Fr., 45-47.

GRASSE P.P., 1929.- Etude écologique & biogéographique sur les Orthoptères français. Bull.biol.Fr.Belg., 63, 489-539.

GUELIN M., 1971.- Comparaison de l'ultrastructure des glandes ventrales à l' état "actif" & au cours de la diapause larvaire chez Pyrgomorpha conica OLIV. (Orth.Acr.). C.R.Ac.Sc., 273, 764-767.

HERMAN W.S., 1967.- The ecdysial glands of Arthropoda. Int.Rev.Cytol., 22, 269-347.

HIGHNAM K.C., 1958.- Activity of the brain- corpora cardiaca system during prepupal diapause break in Mimas tiliae. Quart.J.micr.Sci., 99, 73-88.

HIGHNAM K.C., 1961.- The histology of the neurosecretory system of adult female Desert Locust, Schistocerca gregaria. Quart.J.micr.Sci., 102, 27-38.

HOFFMANN G., 1960.- Meteorologische Abhandlungen. VIII 3: Die mittleren jährlichen u. absoluten Extremtemperaturen der Erde. Berlin, Reimer. 97 pp. & 161 + 18 Tab., 47 cartes.

IBRAHIM M.M., 1969 a.- Studies on the ecology & biology of Pyrgomorpha conica OLIV.. Bull.Soc.ent.Egypte, 53, 137-146.

IBRAHIM M.M., 1969 b.- Biological studies on the immature forms of Pyrgomorpha conica OLIV. . Bull.Soc.ent.Egypte, 53, 147-160.

IBRAHIM M.M., 1969 c.- Observations on the nutritional ecology of Pyrgomorpha conica OLIV. . Bull.Soc.ent.Egypte, 53, 245-251.

JANNONE G., 1940.- Studio morfologico, anatomico & istologico del Dociostaurus maroccanus THUNB. nelle sue fasi transiens congregans, gregaria e solitaria. Boll.R.Lab.Ent.agr., 4, 3-443.

JOHANSSON A.S., 1958.- Relations of nutrition to endocrine & reproduction function in the milkweed bug Oncopeltus fasciatus DAL. . Nytt.mag.Zool., 7, 1-132.

JOLY P., 1956.- Croissance & indices de grégarisation chez Locusta migratoria L. . Ins.soc., 3, 17-24.

JOLY L., 1960.- Fonction des corpora allata chez Locusta migratoria. Thèse Fac. Sc. Strasbourg. 103 pp. .

JOYCE R.J.V., 1958.- The ecology of grasshoppers in the East Central Sudan. Anti Loc.Bull. n° 11. 96 pp. .

KATTYAR K.N., 1955.- The life-history & ecology of the Northern spotted grasshopper, Aularches punctatus DRURY (Orth.Acr.). Agra Univ.J.Res., 4, 397-413.

LANDSBERG H.E. & LIPPMANN H., 1963.- in "Weltkarten zur Klimakunde". Berlin, Springer. 28 pp. & cartes.

LHOSTE J., 1950.- Les modifications de structure des glandes ventrales chez Forficula auricularia L. au cours du développement. Bull.Soc.Zool.Fr., 75, 285-292.

LHOSTE J., 1954.- Données anatomiques & histophysiologiques sur Forficula auricularia. Thèse Fac.Sc. Paris, & in Ann.biol., 30, 493-500.

MASAKI S., 1956.- The local variation in the diapause pattern of the cabbage moth, Barathra brassicae L., with particular reference to the aestival diapause. Bull.Fac.Agr. Mie Univ., 13, 29-46.

MATHUR C.B., 1938.- An extra hopper stage in the Desert Locust (Schistocerca gregaria FORSK.). Proc.25th Ind.Sci.Congr., 3, 177.

MUKERJI S. & BATRA R.N., 1938.- A note on the post-embryonic development of eye stripes & the antennal segments in the life-cycle of Schistocerca gregaria FORSK. .C.R. 5ème Conf.Int.Rech.Antiacr., 410-415.

NAYAR K.K., 1954.- The neurosecretory system of the fruit fly Chaetodacus cucurbitae COQ. .I- Distribution & description of the neurosecretory cells in the adult fly. Proc.Ind.Acad.Sci., 40, 138-144.

NAYAR K.K., 1955.- Studies on the neurosecretory system of Iphita limbata STAL. I- Distribution & structure of the neurosecretory cells of the nerve ring. Biol.Bull., 108, 296-307.

NAYAR K.K., 1956.- Studies on the neurosecretory system of Iphita limbata STAL. 3- The endocrine glands & the neurosecretory pathways in the adult. Zeitschr.Zellf., 44, 697-505.

PANOV A.A., 1964.- Neurosekretornye kletki briouchnykh ganglien priamokrylykh (Orth.). Ent.Obozr., 43, 790-800.

PFLUGFELDER O., 1947.- Ueber die Ventraldrüsen u. einige andere inkretorische Organe des Insektenkopfes. Biol.Zbl., 66, 211-235.

PICKFORD R., 1953.- A two-year life grasshopper overwintering as eggs & nymphs. Canad.Ent., 85, 9.

POSSOMPES B., 1953.- Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez Calliphora erythrocephala MEIG. . Arch.Zool.exp.gén., 89, 203-364.

PREDTECHENSKII S.A., 1930.- Praktitcheskie resoultati ekologitcheskogo izoutcheniia saranchi v Srednei Rossii. Tr.Zasch.Rast., Entom., I, 149-159.

PRUTHI H.S. & NIGAM N., 1939.- The bionomics, life-history & control of the grasshopper, Poecilocerus pictus FAB. - a new pest of cultivated crops in North India. Ind.J.agr.Sci., 9, 629-641.

RANDON J., 1932.- Les groupements d'Orthoptères du Bas-Languedoc. Bull.biol.Fr. Belg., 1-44.

RAO Y.R. & GUPTA R.L., 1939.- Some notes on eye stripes in Acrididae. Ind.J.agr. Sci., 9, 727-729.

ROOWAL M.L., 1946.- Studies in intraspecific variation. II- New rules governing the correlation between normal & extra-moulting and directional reversal of the elytron-wing complex in the Desert Locust & other Acrididae (Orth.). Ind.J.Ent., 7, 77-84.

ROONWAL M.L., 1947.- Variation & structure of the eyes in the Desert Locust Schistocerca gregaria FORSK. . Proc.roy.Soc. B, 134, 245-272.

SCHARRER B., 1948.- The prothoracic glands of Leucophaea maderae (Orth.). Biol. Bull., 95, 186-192.

SELLIER R., 1951.- La glande prothoracique des Gryllides. Arch.Zool.exp.gén., 88, 61-72.

SELLIER R., 1954.- Recherches sur la morphogenèse & le polymorphisme alaires chez les Orthoptères Gryllides. Ann.Sc.Nat., 11, 595-739.

SICKER W., 1964.- Die Abhängigkeit der Diapause von der Photoperiodizität bei Tetrix undulata SOW. (mit Beiträge zur Biologie u. Morphologie dieser Art). Z.Morph.Oek.Tiere, 54, 107-140.

STRICH_HALBWACHS M.C., 1959.- Contrôle de la mue chez Locusta migratoria. Ann.Sc. Nat., Zool., 12, 483-570.

TROLL C. & PAFFEN K., 1963.- in "Weltkarten zur Klimakunde". Berlin, Springer. 28 pp. & cartes.

UVAROV B.P., 1966.- Grasshoppers & Locusts, vol. I. Cambridge, Univ.Press. 481 pp.

VERDIER M., 1964.- Effet photopériodique sur la maturation & la fertilité de Locusta grégaires du Sud de la France. Rev.Path.vég.Ent.agr., 43, 215-225.

VERDIER M., 1970.- The different life cycles in Locusta: adaptations to latitude & altitude. Proc.Int.Conf.Problems Acrid., s/presse.

VOLKONSKY M.A., 1938.- Stries oculaires & âges larvaires chez les Acridiens. Arch.Inst.Pasteur Alg., 15, 523-532.

WIESEND P., 1957.- Die postembryonale Entwicklung der Thoraxmuskulatur bei einigen Feldheuschrecken mit besonderer Berücksichtigung der Flugmuskeln. Z.Morph.Oek.Tiere, 46, 529-570.

WILLIAMS C.M., 1946.- Physiology of insect diapause: the role of the brain in the production & termination of pupal dormancy in the Giant Silkworm Platysamia cecropia. Biol.Bull., 90, 234-243.

WILLIAMS C.M., 1947.- Physiology of insect diapause. II- Interaction between the pupal brain & prothoracic glands in the metamorphosis of the Giant Silkworm Platysamia cecropia. Biol.Bull., 93, 89-98.

WILLIAMS C.M., 1952.- Physiology of insect diapause. IV- The brain & prothoracic glands as an endocrine system in the Cecropia silkworm. Biol.Bull., 103, 120-138.

ZOLESSI L.C. de, 1958.- Bioecologia y ontogenesis de Scotussa cliens (STAL) LIEB. (Acr.Catant.) en el Uruguay. Montevideo.